

Zool.

228. / *unm*

Zool. 228 pum
= 12

Haeckel

Xerokopieren aus konservato-
rischen Gründen nicht erlaubt.
Nur im Lesesaal benutzbar.

24. SEP. 2015

Bayerische Staatsbibliothek



<36649076780011



Zool. 228 pum

BIOLOGISCHE STUDIEN.

VON

DR. ERNST HAECKEL,

Professor an der Universität Jena.



ZWEITES HEFT:

STUDIEN ZUR GASTRAEA-THEORIE.

Mit 14 TAFELN.

JENA,
VERLAG VON HERMANN DUFFT.
1877.

31012723 31012723 31012723

31012723 31012723 31012723

31012723 31012723 31012723

31012723 31012723 31012723

31012723 31012723 31012723

31012723 31012723 31012723

31012723 31012723 31012723

BIOLOGISCHE STUDIEN.

VON

DR. ERNST HAECKEL,

Professor an der Universität Jena.

ZWEITES HEFT:

STUDIEN ZUR GASTRAEA-THEORIE.

Mit 14 TAFELN.

JENA,

VERLAG VON HERMANN DUFFT.

1877.

STUDIEN

ZUR

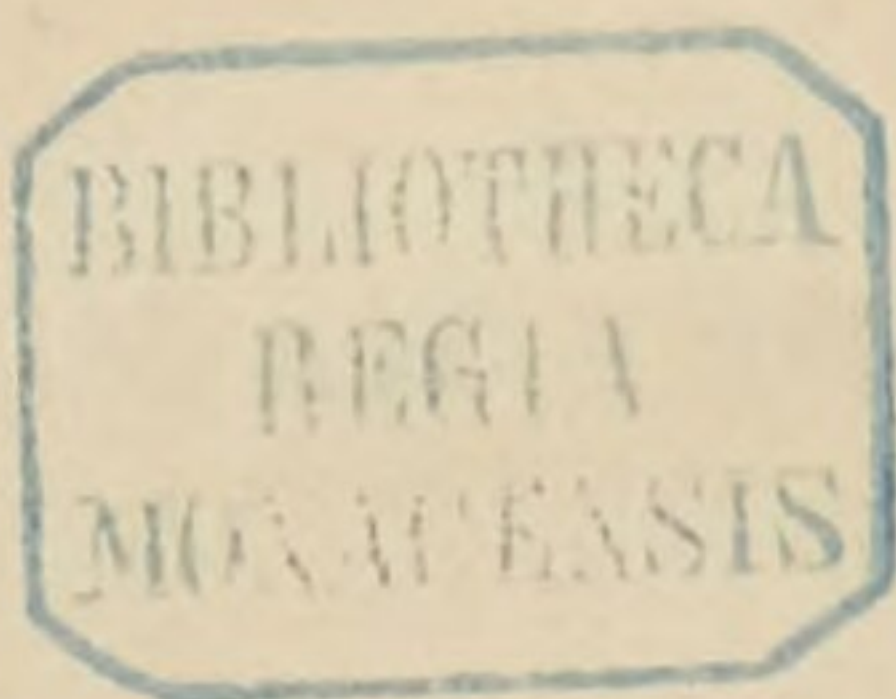
GASTRAEA-THEORIE.

VON

DR. ERNST HAECKEL,
Professor an der Universität Jena.

MIT 14 TAFELN.

JENA,
VERLAG VON HERMANN DUFFT.
1877.



Dieses Buch, das als Geschenk niederl., enthält nur Abth. III
des Bsch. 7. 171 - 181. Bsch. 9 - 14.

Die Abtheilungen I u. II (Zins = 7. 1-170 u. Bsch. 1-8)
wurden nicht verschickt, da der ganze Separatband
aus der Universitätsbibliothek für Naturwissenschaft (Kw. g. 525ⁿⁱ in 8°)
ist, nur Abth. I in Band VIII (1874) 7. 1-55
" II " " IX (1875) 7. 402-508 Bsch.

So Corrigiert: München, 18. Mai 1887

Dr. Wilhelm Laubmann

Inhalts-Verzeichniss.

I. Die Gastraea-Theorie, die phylogenetische Classification des Thierreichs und die Homologie der Keimblätter.

Hierzu Taf. I.

(September 1873.)

	Seite
1. Die causale Bedeutung der Phylogenie für die Ontogenie . . .	3
2. Die causale Bedeutung der Gastraea-Theorie	10
3. Die phylogenetische Bedeutung der zwei primären Keimblätter	17
4. Die phylogenetische Bedeutung der vier secundären Keimblätter	23
5. Die systematische Bedeutung der Gastraea-Theorie	29
6. Die Bedeutung der Gastraea-Theorie für die Homologie der Typen	35
7. Die phylogenetische Bedeutung der ontogenetischen Succession der Organ-Systeme	42
8. Die Bedeutung der Gastraea-Theorie für die Typen-Theorie . .	46
I. Tabelle: Uebersicht über die phylogenetische Entwicklung der Organ-Systeme der Wirbelthiere, gegründet auf die Gastraea- Theorie und die ontogenetische Vergleichung der Wirbelthiere und der Wirbellosen	52
II. Tabelle: Uebersicht über diejenigen Uroorgane, welche mit Wahr- scheinlichkeit bei den Würmern, Gliederthieren, Weichthieren und Wirbelthieren als homolog zu betrachten sind	53
III. Tabelle: Entwurf einer phylogenetischen Classification des Thier- reichs, gegründet auf die Gastraea-Theorie und die Homologie der Keimblätter, des Urdarms und des Coeloms	54
IV. Tabelle: Monophyletischer Stammbaum des Thierreichs, ge- gründet auf die Gastraea-Theorie und die Homologie der Keim- blätter	55
Erklärung von Taf. I.	56

II. Die Gastrula und die Eifurchung der Thiere.

Hierzu Taf. II—VIII.

(October 1875.)

9. Die Bedeutung der Palingenie und der Cenogenie	61
V. Tabelle: Uebersicht über die wichtigsten Verschiedenheiten in der Eifurchung und Gastrulation der Thiere	65
VI. Tabelle: Uebersicht über die fünf ersten Keimungsstufen der Metazoen, verglichen mit ihren fünf ältesten Ahnenstufen . . .	66

	Seite
VII. Tabelle: Uebersicht über die fünf ersten Keimungsstufen der Metazoen, mit Rücksicht auf die vier verschiedenen Hauptformen der Eifurchung	67
I. Das phylogenetische Verhältniss der Palingenie zur Cenogenie	68
II. Ontogenetische Heterochronien und Heterotopien	71
III. Palingenetischer Bildungsdotter und cenogenetischer Nahrungs- dotter	75
10. Die vier Hauptformen der Eifurchung und Gastrulabildung	78
I. Die primordiale Furchung und die Archigastrula (Taf. VIII.)	78
II. Die inaequale Furchung und die Amphigastrula (Taf. VII.)	83
III. Die discoidale Furchung und die Discogastrula (Taf. IV. V.)	91
IV. Die superficiale Furchung und die Perigastrula (Taf. VI.)	103
11. Die Eifurchung und Gastrulabildung in den Hauptgruppen des Thierreichs	111
I. Gastrula und Eifurchung der Zoophyten	111
II. Gastrula und Eifurchung der Würmer	116
III. Gastrula und Eifurchung der Mollusken	119
IV. Gastrula und Eifurchung der Echinodermen	121
V. Gastrula und Eifurchung der Arthropoden	123
VI. Gastrula und Eifurchung der Wirbelthiere	127
12. Die phylogenetische Bedeutung der fünf ersten ontogenetischen Entwicklungsstufen	137
I. Das Moner und die Monerula	137
II. Die Amoebe und die Cytula	142
III. Das Synamoebium und die Morula	146
IV. Die Planaea und die Blastula	148
V. Die Gastraea und die Gastrula	153
Nachschrift über Gastrulation der Spongien	158
Erklärung der Tafeln II—VIII	161
III. Die Physemarien (Haliphysema und Gastrophysema), Gastraeaden der Gegenwart. Hierzu Taf. IX—XIV. (August 1876.)	
13. Bisherige Beobachtungen über Physemarien	171
14. Das Genus Haliphysema	178
I. Haliphysema primordiale (Taf. IX)	180
II. Haliphysema echinoides (Taf. X)	186
III. Haliphysema globigerina (Taf. XI)	189
IV. Haliphysema Tumanowiczii	192
V. Haliphysema ramulosum	193
15. Das Genus Gastrophysema	194
I. Gastrophysema dithalamium (Taf. XII—XIV)	196
II. Gastrophysema scopula	206
16. Organisation und Lebenserscheinungen der Physemarien	207
17. Phylogenetische Bedeutung der Physemarien	214
Erklärung der Tafeln IX—XIV	222

IV. Nachträge zur Gastraea-Theorie.

(November 1876.)

	Seite
18. Histologische Bedeutung der Gastraea-Theorie	227
19. Primäre und secundäre Keimblätter. Exoderm, Mesoderm und Entoderm	233
20. Protozoen und Metazoen	240
21. Mesozoen. Gastraeaden. Dicyemiden	245
22. Gastrulation der Säugethiere	250
23. Urdarm und Urmund. Primitiv-Organe	258
24. Heuristische Bedeutung der Gastraea-Theorie	264

III.

**Die Physemarien
(Haliphysema und Gastrophysema),
Gastracaden der Gegenwart.**

Hierzu Tafel IX—XIV.

Inhalt: 13. Bisherige Beobachtungen über Physemarien. 14. Das Genus Haliphysema. 15. Das Genus Gastrophysema. 16. Organisation und Lebens-Erscheinungen der Physemarien. 17. Phylogenetische Bedeutung der Physemarien.¹⁹₂

13. Bisherige Beobachtungen über Physemarien.

Wenn wir das natürliche System des Thierreichs im Lichte der Entwicklungs-Theorie betrachten und die morphologischen Verwandtschafts-Beziehungen der verschiedenen Formen phylogenetisch deuten, so ergibt sich als eines der interessantesten Resultate die Erscheinung, dass fast alle hervorragenden Entwicklungsformen der Vergangenheit noch in der Gegenwart durch einzelne uralte Ueberbleibsel vertreten sind. Wie uns die vergleichende Culturgeschichte in den verschiedenen Völker-Stämmen noch heute fast alle Entwicklungsstufen der menschlichen Cultur und der staatlichen Organisation vor Augen führt, so zeigt uns auch die vergleichende Zoologie in den verschiedenen Thierclassen noch heute fast alle Entwicklungsstufen des Zellenlebens und der thierischen Organisation neben einander. Die Moneren der Gegenwart berichten uns von den ersten Anfängen des organischen Lebens vor Millionen von Jahren. Die Amoeben von heute geben uns eine klare Vorstellung davon, wie der indifferente einzellige Organismus beschaffen war, der in der „Morgenröthe der Schöpfung“ den Grundstein des Zellenlebens legte. Die niedersten Pflanzenthier der Gegenwart, Spongien und Hydroiden, erzählen uns von der Gründung des Metazoen-Reiches. Die Ascidien und Amphioxus berichten uns, wie aus einem Zweige der Wirbellosen der grosse Stamm der Wirbelthiere entstand. Die Cyclostomen geben uns eine Ahnung von der Organisation der ältesten Schädelthiere; die Selachier zeigen uns, wie ungefähr die ältesten Gnathostomen beschaffen waren. Nicht minder berichten uns die heutigen Monotremen von der ältesten Geschichte der Säugethier-Classe und die Anthropoiden von den Anfängen der Anthropogenesis.

So hat jeder grosse Fortschritt in der Thier-Geschichte seine heute noch sichtbaren Spuren hinterlassen; und von jeder charakteristischen Hauptgruppe des Thierreichs leben noch heute einzelne uralte Epigonen, welche in zäher Vererbung die wich-

tigsten Eigenthümlichkeiten ihrer längst ausgestorbenen Stammgruppe bis zur Gegenwart getreu übertragen haben. Das hervorragende Interesse, welches sich in dieser Beziehung z. B. an den Amphioxus und die Ascidie, an die Selachier und die Anthropoiden knüpft, ist heutzutage so allgemein anerkannt, dass wir hier Nichts weiter darüber zu sagen brauchen. Ein gleiches Interesse aber möchten wir hier für einige kleine Thierformen in Anspruch nehmen, welche zwar nicht neu sind, aber bisher wenig bekannt und ganz irrthümlich gedeutet waren. Das sind die *Physemarien*, eine kleine Gruppe von niedersten Pflanzenthieren, die der hypothetischen Stammform aller Metazoen, der *Gastraea*, näher stehen, als alle anderen bis jetzt bekannten Thiere. Bisher durften einerseits die niedersten Spongien, und namentlich der von mir beschriebene *Olynthus*¹⁾, andererseits die einfachsten Hydroiden, z. B. *Hydra*, als diejenigen Metazoen gelten, welche sich von der gemeinsamen Wurzel der ganzen Gruppe am wenigsten entfernt hatten. Noch näher aber dieser Wurzel, ja in nächstem, ganz unmittelbarem Zusammenhang mit derselben stehen unsere *Physemarien*: die Genera *Haliphysema* und *Gastrophysema*. Das erstere ist von seinem Entdecker BOWERBANK als eine Spongie²⁾, das letztere von CARTER als eine Foraminifere beschrieben worden. In der That sind beide Genera *Gastraeiden*, einfache schlauchförmige Thiere, deren Körper zeitlebens nur aus den beiden primären Keimblättern besteht.

Das Genus *Haliphysema* hat BOWERBANK im ersten Bande seiner „*Monograph of the British Spongiadae*“ (1864) mit folgenden Worten charakterisirt: „Sponge consisting of a hollow basal mass, from which emanates a single cloacal fistula. Skeleton: Spicula of the base disposed irregularly; spicula of the fistula disposed principally in lines parallel to the long axis of the sponge, without fasciculation.“ Im zweiten Bande derselben Monographie (1866) gibt er die Beschreibung von zwei britischen Arten: 1. *Haliphysema Tumanowiczii* und 2. *H. ramulosa*. Eine Abbildung der ersteren findet sich auf Taf. XXX des ersten Bandes (Fig. 359); eine Abbildung der letzteren auf Taf. XIII des III. Bandes (1874). Von

¹⁾ HAECKEL, Monographie der Kalkschwämme, 1872, Bd. I, S. 76: „Die Stammform der Kalkschwämme (*Olynthus*);“ Taf. 1, Fig. 1; Taf. 11, Fig. 6–9; T. af13, Fig. 9.

²⁾ BOWERBANK, *Monograph of the British Spongiadae*, 1864–1874; Bd. I, p. 179; Taf. XXX, Fig. 359. Bd. II, p. 76–80; Bd. III, Taf. XIII.

der ersteren Abbildung (Fig. 359) hat auch OSKAR SCHMIDT eine Copie gegeben in seinem „zweiten Supplement der Spongien des adriatischen Meeres“ (1866, p. 13; Fig. 13).

Haliphysema Tumanowiczii charakterisirt BOWERBANK folgendermaassen (Vol. II, p. 76): „Sponge pyriform, pedicelled; base expanded, thick, turgid at the margin; pedicel gradually enlarging upwards, fistular, parietes very thin, surface smooth and even; distal extremity abundantly hispid. Oscula and pores inconspicuous. Dermal membrane thin and translucent. Skeleton membranous, with an incorporation of fragments of spicula of various sizes and forms, and of minute grains of sand.“ In der ausführlichen Beschreibung, welche BOWERBANK dieser Diagnose folgen lässt, bezeichnet er *Haliphysema Tumanowiczii* als die kleinste britische Spongie. Sie wird kaum eine Linie hoch und sitzt auf den Stämmchen von kleinen Algen und Zoophyten. Die einfache Gestalt des gestielten birnförmigen Schlauchs variirt wenig; nur der Stiel ist bald länger, bald kürzer; bisweilen wird der birnförmige Körper fast kugelig; die planconvexe scheibenförmige Basis des Stiels ist in der Mitte oft nabelförmig eingezogen. Die Höhle der Basis geht durch den hohlen röhrenförmigen Stiel unmittelbar in die Körperhöhle über. Die Wand des hohlen Schlauchs ist überall sehr dünn und ohne Poren; sie besteht aus einer zarten durchsichtigen Membran, mit welcher Sandkörner, Spongien-Nadeln und andere fremde Körper verkittet sind. Merkwürdig ist, dass die Schwamm-Nadeln (wie auch bei den anderen Physemarien) eine regelmässige Lagerung haben. In der scheibenförmigen Basis finden sich fast immer nur Bruchstücke von Nadeln, unregelmässig durch einander gewebt; im cylindrischen Stiel sind die Spicula meistens parallel seiner Längsaxe gelagert; die birnförmige Distalhälfte endlich („the head of the sponge“, wie BOWERBANK sagt) ist reichlich mit Nadeln bewaffnet, die nach allen Richtungen ovalwärts abstehen (aber niemals rückwärts nach der aboralen Basis gerichtet). Trotz dieser constanten Lagerung der Spongien-Spicula unterliegt es keinem Zweifel, dass dieselben fremde Körper sind und dass *Haliphysema* selbst keine Spicula bildet; es geht das schon daraus hervor, dass die Nadeln verschiedenen Schwamm-Arten angehören und dass die geknöpften Nadeln mit ihrem stumpfen Ende bald oralwärts, bald aboralwärts vorragen; auch dreistrahligte Nadeln liegen einzeln dazwischen, und Sandkörner in wechselnder Menge. Ausdrücklich ist hervorzuheben, dass BOWERBANK weder Poren noch

Oscula an dem vorgeblichen Schwamme entdecken konnte. Er sagt: „I have been unable even with a high microscopical power, to detect either oscula or pores. Nor have I succeeded in separating any portion of the dermal membrane from the sponge; but seen *in situ* it is evidently thin and translucent.“ (l. c. vol. II, p. 78). Im lebenden Zustande soll der dünnwandige Schlauch durchscheinend und bläulichweiss sein.

Wenig von *Haliphysema Tumanowiczii* verschieden scheint nach BOWERBANK die zweite von ihm beschriebene Art, *H. ramulosum*, zu sein. (Vergl. unten Nr. 5.) Auch hier ist der rundliche Körper auf einem hohlen Stiele befestigt, ohne Poren, und in ähnlicher Weise wie dort mit einem Pseudoskelet von Spongien-Nadeln und anderen fremden Körpern ausgestattet. Jedoch ist der Stiel hier verästelt und mehrere Personen sind zu einem Stöckchen vereinigt. Es ist nur ein einziges Exemplar dieser Art bekannt, ein gabelspaltiges Stöckchen von 5 Mm. Durchmesser, welches aus 8 Personen zusammengesetzt ist. Die nähere Beschreibung folgt unten (im 14. Abschnitt).

Während BOWERBANK die beiden, von ihm zuerst beschriebenen *Haliphysema*-Arten für Spongien hält, ist dagegen ein anderer englischer Spongiolog, H. J. CARTER, der Ansicht, dass dieselben Foraminiferen seien (!). Zwar hat CARTER jene beiden Arten gar nicht vor Augen gehabt, aber er glaubt einen damit identischen Organismus gefunden und sich von dessen Foraminiferen-Natur überzeugt zu haben. Nun ist aber dieser, von CARTER sehr genau beschriebene und abgebildete Organismus weder eine Foraminifere, noch ist er mit *Haliphysema* identisch; vielmehr bildet er eine neue, mit letzterem nahe verwandte Gattung, der wir den Namen *Gastrophysema* beilegen wollen. CARTER kam auf den sonderbaren Gedanken, dass derselbe zu dem Monothalamien-Genus *Squamulina* gehöre, und hat auch unter diesem Namen eine sehr genaue Beschreibung davon gegeben.¹⁾ Nun ist aber das Rhizopoden-Genus *Squamulina* 1854 von MAX SCHULTZE in seinem Polythalamien-Werke mit folgender Diagnose aufgestellt worden: „Schale einer planconvexen, flachen Linse gleichend, mit der planen Seite festgeheftet, kalkig, eine einfache, ungetheilte Höhlung umschliessend; eine grössere Oeffnung auf der convexen Seite;

¹⁾ CARTER (On two new species of the foraminiferous Genus *Squamulina*, and one new species of *Diffugia*. Ann. and Mag. of nat. hist. May 1870, Vol. V, p. 309, Pl. IV, V).

feine Poren fehlen.“¹⁾ Hiernach ist *Squamulina* ein kalkschaliges Monothalamium; hingegen würde der merkwürdige Organismus, den CARTER als *Squamulina scopula* beschreibt, und den wir *Gastrophysema scopula* nennen, ein nicht kalkschaliges Polythalamium sein, wenn es überhaupt ein Rhizopod wäre; und es bleibt geradezu unbegreiflich, wie CARTER darauf verfiel, gerade die Gattung *Squamulina* dafür auszusuchen; zumal auch die äussere Gestalt gänzlich verschieden ist.²⁾

Squamulina scopula (l. c., p. 310; Pl. IV, Fig. 1—11) — unser *Gastrophysema scopula* — bildet nach der Darstellung von CARTER einen kolbenförmigen dünnwandigen Schlauch von einer Linie Länge. Auf einer scheibenförmigen, planconvexen Basis erhebt sich ein schlanker umgekehrt konischer Stiel, der ungefähr die Hälfte der Körperlänge erreicht und durch eine seichte Einschnürung von der anderen birnförmig erweiterten Hälfte geschieden ist. Die letztere zerfällt durch zwei seichte Einschnürungen wieder in drei Abtheilungen, so dass also der ganze Schlauch eigentlich aus fünf hintereinander liegenden und durch engere Thüren verbundenen Kammern besteht. Diese bezeichnet CARTER als 1. Fuss-scheibe (*pedestal*); 2. Säulenstiel (*column*); 3. Hals (*neck*); 4. Körper (*body*) und 5. Kopf (*head*). Am Ende des letzteren öffnet sich der hohle Schlauch durch eine kleine kreisrunde Mündung. Die Höhlung der Fuss-scheibe ist unregelmässig in radiale Kammern geschieden, indem mehrere Falten der Wand, gleich unvollständigen radialen Scheidewänden, gegen das Centrum vorspringen.

Die dünne Wand des schlauchförmigen Körpers soll aus einer chitinartigen Grundsubstanz bestehen, welche mit Sandkörnchen, Schwamm-Nadeln, Anneliden-Borsten und anderen fremden Körperchen verkittet ist. In der grösseren, aboralen Hälfte, in den vier proximalen Abtheilungen, besteht dieses Pseudo-Skelet

¹⁾ MAX SCHULTZE, Ueber den Organismus der Polythalamien. Leipzig 1854.

²⁾ Ausser *Squamulina scopula* beschreibt CARTER noch eine zweite angebliche Art derselben Gattung unter dem Namen *Squamulina varians* (l. c., p. 321, Pl. V, Fig. 1—5). Auch dies ist keine wahre *Squamulina*, sondern wahrscheinlich eine *Diffugia*; ihre halbkugelige einkammerige Schale ist aus fremden Körpern gebildet. Hingegen ist wahrscheinlich die angebliche „neue Art von *Diffugia*“, welche CARTER in unmittelbarem Anschluss daran als *D. bipes* beschreibt, keine *Diffugia*, sondern eine *Cyphoderia* oder verwandte Gattung! Wie ausserordentlich willkürlich, unlogisch und kritiklos CARTER in seinen Arbeiten verfährt, habe ich schon in meiner Monographie der Kalkschwämme gezeigt (Bd. I, S. 27—31).

grösstentheils aus kleinen farblosen Quarz-Körnchen, gemengt mit kleinen Bruchstückchen von Spongien-Nadeln. Dagegen ist die fünfte, distale Abtheilung, der „Kopf“, mit einem dichten Busche von längeren Schwammnadeln bewaffnet, welche nach allen Seiten, oralwärts gerichtet, abstehen. CARTER vergleicht deshalb die ganze Form mit einem kleinen Besen oder Borstenpinsel („*scopula*“). Die Spicula rühren von Spongien der verschiedensten Gruppen her, Kalkschwämme (*Sycandra*), Kieselschwämme (*Pachymatisma*) u. s. w. Die geknöpften Nadeln sind häufig mit dem stumpfen Knopfende auswärts gekehrt.

Durch starken Druck (!) entleerte CARTER aus der Mündung des Schlauches eine organische Masse, welche aus „halbdurchsichtiger gelblicher Sarcode“ bestehen soll, enthaltend Körnchen, Oelkugeln, Diatomeen, Fucus-Beeren und „reproductive cells.“ Letztere sollen besonders in der unteren (proximalen) Hälfte sich finden und werden beschrieben als „kugelige, durchsichtige, kernhaltige Kapseln, erfüllt mit einer homogenen, schleimigen, eiweissartigen Substanz. Als Fundort der „*Squamulina scopula*“ wird angegeben: Beach at Budleigh-Salterton, Devonshire; Laminarien-Zone; auf Wurzeln von *Laminaria*, *Phyllophora* etc.

In der breiten Erörterung, welche CARTER an diese Beschreibung knüpft, erklärt er seine *Squamulina scopula* für identisch mit BOWERBANK'S *Haliphysema Tumanowiczii*, und macht Letzterem einen herben Vorwurf daraus, dass er diese „*Foraminifere*“ für eine *Spongie* gehalten habe, „as mental operations are seldom so correct as visual ones.“ (!) Wie wenig gerechtfertigt dieser Vorwurf ist, geht daraus hervor, dass erstens beide Organismen offenbar verschiedene Gattungen sind, zweitens weder dieser noch jener eine „*Foraminifere*“ ist, und drittens beide Gastraeaden viel näher den Spongien als den Foraminiferen stehen. Unbegreiflich ist es dagegen, wie CARTER dazu kommen konnte, dieselben kurzweg für eine *Squamulina* zu erklären; obgleich MAX SCHULTZE dieses Genus ganz klar als eine einkammerige Monothalamie mit compacter Kalkschale von bestimmter Form bezeichnet.

Noch unbegreiflicher freilich, als diese Vereinigung von *Haliphysema* mit *Squamulina*, einer einfachen, kalkschaligen Monothalamie, muss es erscheinen, wenn CARTER dieselbe gleichzeitig für eine nautiolide Polythalamie erklärt. Man wird vermuthen, dass derselbe die fünf Kammern des Schlauches, welche in einer Reihe hintereinander liegen, für Polythalamien-Kammern hält und demnach die ganze Kammerreihe einer Nod-

sarie oder Stichostegie vergleicht. Keineswegs! Vielmehr sollen die unregelmässigen und variablen Ausbuchtungen der engen Höhle in der Basalscheibe („pedestal“), welche durch rudimentäre Scheidewände unvollständig getrennt sind, den Kammern einer nautiloiden Polythalamie entsprechen; die enge Basalhöhle soll die Centralkammer und der ganze gestielte Schlauch soll nur eine Verlängerung dieser Centralkammer sein. Diese „*comparative morphology*“ (p. 319) von CARTER ist so merkwürdig, dass ich den betreffenden Hauptsatz hier wörtlich wiedergebe: „Now this radiated disk undoubtedly has very much the appearance of the radiated septa of a coral polype; but it has a still nearer affinity to the septal divisions of a nautiloid foraminiferous test; and when we compare the whole structure of the pedestal with the latter, we cannot help seeing that the septal divisions are homologous with the septa of a nautiloid foraminiferous test, and that the central area corresponds with the initial or primary cell of a nautiloid individual, which, on being prolonged upwards, in *Squamulina scopula*, develops a column at the expense of the spire.“ (!) Eine Kritik dieser „*comparative morphology*“ erscheint überflüssig; zumal wenn gleich darauf diese monothalamie Polythalamie (die kein Rhizopode ist!) für nahe verwandt mit den Myxomyceten (*Aethalium*) erklärt wird (l. c., p. 319); und wenn unmittelbar darnach aus diesen „Homologien“ gefolgert wird, dass die Foraminiferen Uebergangsformen zwischen Spongien und Corallen sind!! (p. 320).¹⁾

Was zunächst die angebliche Rhizopoden-Natur der *Squamulina scopula* anbetrifft, so ist diese von CARTER in keiner Weise näher festgestellt. Denn dass er beim Druck auf die Schläuche gelbliche halbdurchsichtige Sarcode und zahlreiche Reproductions-Zellen entleerte, wird Niemand als Beweis für jene Behauptung gelten lassen; so wenig als den Umstand,

¹⁾ Die angeführten Ansichten CARTER's über „Comparative Morphologie“ der Thiere erscheinen in noch merkwürdigerem Lichte, wenn wir a. a. O. von ihm erfahren, dass die nächsten Verwandten der Spongien die Tunicaten und zwar die Ascidien sind! On the ultimate structure of marine sponges. Ann. and mag. of nat. hist. 1870, Vol. VI, p. 335. (Wie die Foraminiferen die niedersten Formen der Corallen, so sollen die Spongien die „initiative forms“, der Bryozoen und Tunicaten sein! Anderseits freilich hält CARTER die Schwämme wieder für „flagellated infusoria“! (Ibid. 1871, Vol. VIII, p. 1—27). Vergl. meine Monographie der Kalkschwämme, Bd. I, S. 27—31.)

dass die herausgedrückte Masse unbestimmte Bewegungen zeigte. Die charakteristischen Pseudopodien der Rhizopoden und ihre Bewegungen hat CARTER dagegen niemals zu sehen vermocht, obgleich er versichert, an vollkommen lebenden Exemplaren unter den günstigsten Umständen darnach gesucht zu haben. Er sucht das damit zu entschuldigen, dass man die Pseudopodien nur bei starken Vergrösserungen erkennen könne und diese bei dem grossen opaken Objecte nicht anwendbar seien. Das ist aber nicht richtig. Bei Gromien und anderen grossen Rhizopoden lassen sich die umfangreichen Pseudopodien-Netze schon bei schwacher Vergrösserung und häufig sogar mit blossen Auge deutlich erkennen.

Die wahre Natur von CARTER's *Squamulina scopula* wurde mir klar, nachdem ich in Smyrna das nahe verwandte und nur spezifisch verschiedene *Gastrophysema dithalamium* beobachtet hatte. Aus der Anatomie und Ontogenie dieses merkwürdigen Organismus, und aus der Vergleichung desselben mit dem schon früher von mir in Norwegen beobachteten *Haliphysema* ergab sich, dass wir es hier mit einer neuen Gruppe von niedersten Pflanzenthieren zu thun haben, die in keine der heute bestehenden Thierclassen ohne Zwang sich einreihen lassen. Die Physemarien, wie wir diese Gruppe nennen wollen, sind weder echte Spongien, noch echte Hydroid-Polypen; noch weniger oder vielmehr gar nicht sind sie mit den Rhizopoden verwandt. Dagegen stehen sie der hypothetischen Gastraea, der zweiblätterigen Stammform aller Metazoen, näher als alle anderen uns bekannten Thiere, und können daher geradezu als „Gastraeen der Gegenwart“ bezeichnet werden. Ich will nun znnächst die genaue Beschreibung der verschiedenen Arten geben, welche ich von den beiden Gattungen *Haliphysema* und *Gastrophysema* beobachtet habe, und daran einige allgemeine Betrachtungen über ihre Organisation, ihre Verwandtschafts-Beziehungen und ihre Bedeutung für das Thier-System anknüpfen.

14. Das Genus *Haliphysema*.

Taf. IX—XI.

Ein Organismus, welcher mit dem *Haliphysema Tumanowiczii* von BOWERBANK sehr nahe verwandt und wahrscheinlich sogar identisch ist, wurde von mir zuerst im Jahre 1869 an der Küste von Norwegen beobachtet, als ich auf der Insel Gis-Oe unweit Bergen

nach Kalkschwämmen suchte. Das kleine Wesen interessirte mich sehr wegen der auffallenden Aehnlichkeit, welche es mit der einfachsten Form der Kalkschwämme, mit *Olynthus* darbot, und ich glaubte zunächst in ihm eine einfachste Form der Sandschwämme oder Psammospongien gefunden zu haben, welche sich zu der gewöhnlichen Form der letzteren, zu *Dysidea* ebenso verhielte, wie *Olynthus* zu *Dyssycus*, wie die Asconen zu den Leuconen. Aber vergeblich suchte ich an dem einfachen schlauchförmigen Körper des vermuthlichen Sandschwammes nach Poren. Erst viel später, als ich in Smyrna mit der Anatomie und Ontogenie des *Gastrophysema* bekannt wurde, ging mir das Verständniss seiner Organisation auf. Erst dadurch wurde ich in den Stand gesetzt, dasjenige, was ich vier Jahre früher in Norwegen darüber ermittelt hatte, richtig zu deuten und zu Gunsten der Gastraea-Theorie zu verwerthen. Ich verschob damals die Mittheilung meiner Beobachtungen, weil ich die Hoffnung hegte, dieselben bei einem wiederholten Aufenthalte an der Meeresküste und bei genauerer Durchmusterung meiner Sammlung noch vervollständigen zu können. Wenn auch nicht in dem gehofften Maasse, ist das wenigstens theilweise jetzt der Fall gewesen. Als ich im vorigen Jahre Corsica besuchte, gelang es mir, in der Bucht von Ajaccio ein kleines *Haliphysema* aufzufinden, welches dem *H. Tumanowiczii* der Nordsee sehr nahe steht und welches ich als *H. primordiale* bezeichnen will (Taf. IX). Ferner fand ich eine andere Art derselben Gattung (*H. echinoides*) aufsitzend auf dem Fusse einer Tiefsee-Spongie aus dem zoologischen Museum in Bergen, welche ich Herrn Dr. KOREN verdanke. Diese Art ist wahrscheinlich identisch mit der *Wyvillethomsonia Wallichii*, welche 1870 E. PERCEVAL-WRIGHT beschrieben hat. (Taf. X). Eine dritte, sehr merkwürdige Art (*H. globigerina*) erhielt ich durch Herrn RANDROPP von den Far-Öer. (Taf. XI). Nimmt man dazu die beiden von BOWERBANK beschriebenen Arten, so beläuft sich die Zahl der Species in dieser Gattung bereits auf fünf. Vier davon kommen auf den nördlichen Theil des atlantischen Oceans, eine auf das Mittelmeer. Ich gebe hier nun zunächst die kurze Charakteristik des Genus *Haliphysema* und seiner fünf Species und schliessen daran die ausführliche Beschreibung der letzteren an.

Charakteristik des Genus *Haliphysema*: Körper der Person einfach schlauchförmig, einaxig, ungegliedert; am aboralen Pole der Axe durch einen Stiel am Meeresboden befestigt. Einfache Höhle des Schlauches (Magenhöhle) am oralen

Pole der Axe durch einen Mund geöffnet. Körperwand aus zwei Schichten gebildet: innere Schicht ein einfaches Geissel-Epithel, in dem einzelne Eizellen zerstreut liegen; äussere Schicht ein kernhaltiges Syncytium, aus verschmolzenen Zellen gebildet, welche eine Masse fremder Körper aufgenommen und so ein festes Pseudo-Skelet gebildet haben. (Selten ist der Körper verästelt und bildet kleine Stöckchen).

Uebersicht der Species von Haliphysema.

Stiel des einkammerigen Körpers solid, keine Fortsetzung der Magenhöhle enthaltend.	Stiel einfach, kürzer als der spindelförmige Körper. Sand-Skelet unten aus Sandkörnchen, oben aus Schwammnadeln gebildet	1. <i>H. primordiale</i> .
	Stiel einfach, 2—3 mal länger als der kugelige Körper. Sand-Skelet grösstentheils aus Schwammnadeln und Lithasterisken gebildet	2. <i>H. echinoides</i> .
	Stiel einfach 4—6mal länger als der birnförmige Körper. Sand-Skelet grösstentheils aus Rhizopoden-Schalen, namentlich Globigerinen gebildet	3. <i>H. globigerina</i> .
Stiel des einkammerigen Körpers hohl, eine Fortsetzung der Magenhöhle enthaltend.	Stiel einfach, ungefähr so lang als der keulenförmige Körper. Sand-Skelet unten aus Sandkörnchen, oben aus Schwammnadeln gebildet	4. <i>H. Tumanowiczii</i> .
	Stiel verästelt; Aeste 2—4mal länger als die kugeligen Körper. Sand-Skelet grösstentheils aus Fragmenten von Spongien - Nadeln gebildet. (Stock bildend)	5. <i>H. ramulosum</i> .

1. Haliphysema primordiale H.

Taf. IX.

Diagnose: Körper der Person spindelförmig, auf einem kurzen, dicken Stiel befestigt. Stiel solid, cylindrisch, kaum halb so lang als der Körper, Magenhöhle spindelförmig; Mundöffnung einfach. Die fremden Körper, welche das Exoderm incrustiren, bestehen in der unteren (aboralen) Hälfte vorzugsweise aus Sandkörnchen, in der oberen (oralen) Hälfte vorzugsweise aus Nadeln verschiedener Spongien, sowohl Kiesel- als Kalkschwämme; Nadeln oralwärts gerichtet.

Beschreibung: *Haliphysema primordiale* stellt in ausgebildetem Zustande einen spindelförmigen Schlauch dar, dessen äussere Gestalt wenig zu variiren scheint (Fig. 121, 122). Die Gesamtlänge beträgt 1,6—1,8, höchstens 2 Mm. Das obere, orale Ende ist fast ellipsoid, 0,5—0,6 Mm. dick; das untere, aborale Ende verdünnt sich in einen cylindrischen sehr kurzen Stiel von 0,2 Mm. Dicke. Dieser sitzt mit einer schmalen, scheibenförmigen, wenig verbreiterten Basis auf Algen auf, namentlich auf dem Thallus von *Zonaria pavonina*. Der Durchmesser der Basis beträgt $\frac{1}{10}$ — $\frac{1}{9}$, höchstens $\frac{1}{8}$ der Körperlänge.

Die Aussenfläche des Körpers erscheint bei schwacher Vergrösserung in der aboralen Hälfte glatt, in der oralen Hälfte stachelig. Bei starker Vergrösserung ergibt sich, dass die Incrustation des Exoderms in dem aboralen, cylindrisch-konischen Theile grösstentheils aus Sandkörnchen besteht, hingegen in dem ellipsoiden oralen Theile aus Spongien-Nadeln. Die Sandkörnchen, welche das Skelet des ersteren bilden, erscheinen insofern mit Auswahl zusammengelesen, als sie von ziemlich gleichmässiger Grösse sind; die meisten haben 0,02—0,06 Mm. Dazwischen finden sich viele kleinere, aber nur sehr wenig grössere Steinchen. Mit den Sandkörnchen gemischt, finden sich kleine Fragmente von Spongien-Nadeln und von Echinodermen-Stacheln, hier und da auch Bruchstückchen von Mollusken-Schalen. In der Mitte des Körpers wird dieses Skelet-Material seltener und an seine Stelle treten die Spicula von Spongien, welche in dem oralen Körperdritttheile fast ausschliesslich die Bewaffnung bilden. Diese Schwammnadeln gehören sehr verschiedenen Gattungen und Arten von Spongien an. Ganz vorherrschend sind die einfachen, an beiden Enden zugespitzten Nadeln von Reniera; dazwischen finden sich aber auch häufig die stecknadelförmigen, am einen Ende spitzen, am andern Ende mit einem Knopfe versehenen Nadeln von Esperia; und zwar ist hier gewöhnlich das stumpfe oder geknöpfte Ende nach aussen gekehrt, das spitze Ende im Exoderm verborgen; seltener ist das Umgekehrte der Fall. Zwischen den ganzen, wohlerhaltenen Nadeln der Kieselschwämme finden sich verstümmelte und abgebrochene Nadeln, sowie Fragmente. Auch Spicula von Kalkschwämmen finden sich in geringer und wechselnder Zahl zwischen den Nadeln der Kieselschwämme, insbesondere die charakteristischen Dreistrahler von *Ascetta blanca* und die schlanken, an ihrer lanzenförmigen Spitze leicht kenntlichen Stabnadeln von *Ascandra Lieberkühni*: zwei Asconen die

in grosser Menge und Formen-Mannigfaltigkeit an der nämlichen Localität sich finden. Bei letzterem Kalkschwamme ist stets die einfache Spitze der langen defensiven Stabnadeln im Exoderm verborgen, die Lanzenspitze frei nach aussen gekehrt. Hingegen erscheinen dieselben Nadeln im Körper von *Haliphsema primordiale* ohne Wahl gelagert, bald die einfache Lanzenspitze aboral im Exoderm versteckt, die Lanzenspitze oralwärts frei vorstehend, bald umgekehrt. Im Uebrigen sind bei *H. primordiale*, ebenso wie bei *H. Tumanowiczii*, die Nadeln sämmtlich mehr oder weniger oralwärts gerichtet, die meisten parallel der Längsaxe des Körpers oder wenig davon abweichend; bald sind sie so dicht gedrängt; dass sie einen pinselartigen Busch oder Besen bilden, bald stehen sie lockerer vertheilt (Fig. 121).

Ein Längsschnitt durch *Haliphsema primordiale* offenbart sofort die charakteristische Organisation dieses einfachen Gastracaden (Fig. 122). Der spindelförmige Körper enthält eine geräumige Höhle von gleicher Gestalt, deren dicke Wand aus zwei völlig verschiedenen Schichten besteht. Diese beiden Schichten sind die beiden primären Keimblätter: Exoderm und Entoderm. Nur das Exoderm enthält die fremden Körperchen, welche das stützende und schützende Skelet der schlauchförmigen Person bilden. Das Entoderm hingegen besteht nur aus einer einzigen Schicht von Geisselzellen, zwischen denen einzelne Eier zerstreut liegen.

Das Exoderma oder Hautblatt, das äussere primaere Keimblatt, zeigt bei genauerer Untersuchung folgende charakteristische Verhältnisse. (Fig. 122e, 123e, 126). Die fremden Körper, welche das Skelet zusammensetzen und welche den grössten Theil der Körperwand einnehmen, sind verkittet durch eine organische Substanz. Diese ist nicht etwa eine structurlose Ausscheidung der inneren Zellschicht, sondern besteht aus Protoplasma mit eingestreuten Zellkernen, bildet mithin ein Syncytium in demselben Sinne, in welchem ich dasselbe bei den Kalkschwämmen beschrieben habe (Monogr. Bd. I. S. 160—170). Soweit ich die Beschaffenheit desselben habe ergründen können, stimmt es auch in chemischer und physikalischer Beziehung wesentlich mit letzterem überein. Uebrigens ist die Untersuchung nicht leicht, denn die Sandkörner, die Schwammnadeln und die übrigen fremden Körper sind meist so dicht mit einander verwebt und verkittet, dass es nur schwer gelingt, die verbindende Zwischensubstanz, die eigentliche Grundsubstanz des Exoderms, in

einiger Menge zu isoliren (Fig. 126). Wo dies möglich ist, da zeigt sich dasselbe als eine homogene oder feinkörnige Masse, in welche zahlreiche rundliche Zellenkerne eingestreut sind. Die Nuclei sind meistens länglich-rund, ellipsoid oder eiförmig, bisweilen fast stabförmig gestreckt, von 0,006—0,009 Mm. Durchmesser. Die Substanz der Kerne erscheint ziemlich hell oder feinkörnig. Ein Kernkörperchen ist meist sichtbar. Durch Einwirkung von verdünnter Essigsäure treten sie sehr scharf hervor. Nach längerer Einwirkung von Carmin färben sie sich hellroth, deutlicher als die Grundsubstanz, doch viel schwächer als die Kerne der Entodermzellen. Um jeden Kern herum findet sich ein Hof von sehr kleinen, fettglänzenden, dunkeln Körnchen. Häufig strahlt dieser Körnchenhof sternförmig aus.

Das Entoderma oder Darmblatt bietet bei *H. primordiale* folgende Verhältnisse dar (Fig. 122 i, 123 i, 125). Die gesammte Magenöhle ist von einer einzigen Schicht von flimmernden Zellen ausgekleidet. Dieses Gastral-Epithelium besteht zum grössten Theile aus Geisselzellen (i), zwischen denen im aboralen und mittleren Theile der Darmhöhle amoeboide Eizellen zerstreut sind (o); am oralen Theile findet sich eine Zone von grösseren Geisselzellen, die eine unvollkommene Spirale bildet und als Strudel-Apparat zur Einführung von Wasser und Nahrung fungirt. (Fig. 124).

Die Geisselzellen (Fig. 124), welche den grössten Theil des Gastral-Epitheliums bilden, zeigen in Grösse, Form, Structur und physiologischem Verhalten die grösste Aehnlichkeit mit den Geisselzellen der Kalkschwämme, welche ich in deren Monographie ausführlich beschrieben und durch zahlreiche Abbildungen erläutert habe. (Bd. I, S. 132—144; Bd. III, Taf. 1, Fig. 8; Taf. 25, Fig. 5, 6; Taf. 41, Fig. 7 etc.). Wie bei den Calci-spongien, so ist auch bei unseren Gastraeaden das Protoplasma der cylindrischen Geisselzellen deutlich in ein hyalines Exoplasma und ein granuloeses Endoplasma geschieden. Das letztere enthält wechselnde Mengen von feinen fettglänzenden Körnchen und umschliesst den kugeligen Kern (von 0,002—0,004 Mm. Durchmesser). Das hyaline Exoplasma enthält keine Körnchen, und ist von sehr geringer Dicke. Nur an dem freien Theil der Zelle, welcher der Gastralfläche zugekehrt ist, erscheint dasselbe verdickt („Zellhals, Collum“) und erhebt sich in Gestalt eines trichterförmigen Ringes („Zellkragen, Collare“). Innerhalb dieses Trichters erhebt sich die lange und sehr dünne fadenförmige Geissel, deren Basaltheil bis in das körnige Endoplasma hineinragt (Fig. 125). Ihre Schwingungen

sind ziemlich lebhaft. Die Länge der Geissel beträgt 0,03—0,04 Mm., Die Länge der Cylinderzellen 0,007—0,01 Mm., ihre Dicke 0,003 Mm. Ihre Form ist wechselnd, cylindrisch-prismatisch oder gegen die Basis konisch verdickt, bisweilen mehr glockenförmig. Wie bei den Spongien, so können auch hier die Geisselzellen ihre Gestalt verändern und isolirt amoeboide Bewegungen ausführen.

Der Strudel-Apparat (Fig. 124), welcher die Mundöffnung von *Haliphysema primordiale* auskleidet, und welcher die beständige Einführung von Wasser und Nahrung vermittelt, ist vielleicht ein charakteristischer Theil in der Organisation der Physemarien. Er besteht aus einer Spirale von stärkeren Flimmerzellen, die sich sowohl durch ihre Grösse, wie durch ihre sonstige Beschaffenheit von den übrigen Geisselzellen des Gastral-Epithels auszeichnen. Die Untersuchung dieses Apparates ist sowohl bei *Haliphysema primordiale* als bei *Gastrophysema dithalamium*, bei welchen beiden Arten ich denselben allein deutlich erkannt habe, äusserst schwierig und es werden sich vielleicht bei genauerer Untersuchung an günstigeren Arten noch mancherlei Verhältnisse ermitteln lassen, über die ich keine befriedigende Klarheit erlangen konnte. An Spiritus-Exemplaren, auch an gut conservirten, lässt sich gerade hierüber sehr wenig ermitteln. Soviel ich bei *Haliphysema primordiale*, theils an Längsschnitten der lebenden Person, theils bei der zufälligen (selten gelingenden) Einsicht in die Mundöffnung beobachten konnte, stellt der Strudel-Apparat hier eine flache Spirale dar, welche viel Aehnlichkeit mit der adoralen Peristom-Spirale von mancherlei ciliaten Infusorien, namentlich Stentor und Vorticella, besitzt. Die Spirale beginnt an einem Punkte der Mundöffnung und geht in flacher Windung durch die innere Peripherie des kurzen Schlundrohres, wie wir den verengerten Oraltheil der Gastralhöhle bezeichnen können. Sie scheint nur eine vollständige Windung zu beschreiben und verliert sich unten ohne scharfe Grenze zwischen den gewöhnlichen Geisselzellen. Die grösseren Geisselzellen des Peristoms sind 2—3 Mal so dick, anderthalbmal bis doppelt so lang als die gewöhnlichen Geisselzellen und von mehr rundlicher Form. Ihre Länge beträgt 0,012—0,016 Mm., ihre Dicke 0,005 Mm. Ihr Kern ist ebenso gross oder nur wenig grösser als derjenige der Gastralzellen. Das Endoplasma ist dunklerkörnig und enthält einzelne Oelkügelchen. Das Exoplasma ist dicker und geht in einen dicken starken Hals über, aus dessen Rande sich nur ein niedriger Kragen

erhebt. In der Axe des trichterförmigen Kragenhohlraums steht eine sehr starke und lange Geissel von 0,01—0,02 Mm. Länge.

Die Eizellen von *Haliphysema primordiale* gleichen in Bezug auf Grösse, Beschaffenheit und Vertheilung im Gastralraum denjenigen von *Olynthus* (Monogr. der Kalkschwämme, Taf. 1, Fig. 1 g, 7 g, 10—12; Taf. 11, Fig. 6 g, 7 g etc.). Die Eier sind nackte, ameoboide Zellen und liegen einzeln zerstreut zwischen den Geisselzellen des Gastral-Epithels. Ihre Grösse beträgt im Durchmesser 0,04—0,06 Mm. Das Protoplasma ist in ein ganz hyalines Exoplasma und ein sehr körnerreiches Endoplasma gesondert. Ersteres schickt stumpfe amoeboide Fortsätze aus, durch deren active Ortsbewegungen die Eizelle im Stande ist, langsam umherzukriechen. In die dickeren Fortsätze tritt auch ein Theil des körnigen Endoplasma ein. Dieses ist sehr trübe, reich an feinen dunkelglänzenden Körnchen und grösseren Oel-Kügelchen. In der Mitte schimmert ein helles Keimbläschen durch. Wenn man dieses durch Zerdrücken isolirt, erscheint es als ein klares kugeliges Bläschen von 0,02—0,03 Mm. Durchmesser. Dasselbe enthält einen dunkeln, stark lichtbrechenden Keimfleck, in welchem oft ein kleiner Keimpunkt sichtbar ist (Fig. 122o, 123o).

Spermazellen war ich trotz vieler Bemühungen nicht im Stande nachzuweisen. Wenn sich dieselben im Exoderm entwickeln sollten, so würde der Nachweis sehr schwierig sein. Vielleicht habe ich aber die Zoospermien übersehen oder mit gastraln Geisselzellen verwechselt. Vielleicht ist auch diese Art getrennten Geschlechts. Die Entwicklung der Eier konnte ich nicht beobachten.

Die Lebenserscheinungen, welche ich an dem lebenden *Haliphysema primordiale* beobachtete, beschränken sich auf die Flimmerbewegungen der Geisselzellen und die amoeboiden Bewegungen der Eizellen. Am Exoderm vermochte ich weder im Ganzen, noch an einzelnen isolirten Stücken Bewegungen wahrzunehmen, ebenso wenig als an der ganzen Person. Jedoch schien die Mundöffnung zu verschiedenen Zeiten einen verschiedenen Durchmesser zu besitzen.

Die Farbe ist im Leben bräunlich, getrocknet weisslich.

Fundort: Mittelmeer. Auf Felsen der Bucht von Ajaccio (Corsica), meistens aufsitzend auf dem Thallus von *Zonaria pavonia*, in Gesellschaft von *Ascetta blanca*. HAECKEL.

2. *Haliphysema echinoides*, H.

Taf. X.

Diagnose: Körper der Person kugelig oder subsphärisch, auf einem dünnen und langen Stiel befestigt. Stiel cylindrisch, oben konisch verdickt, solid, 2—3 mal so lang, aber kaum $\frac{1}{6}$ so dick als der Durchmesser der Kugel. Magenöhle rundlich oder subkonisch. Mundöffnung etwas trichterförmig erweitert. Die fremden Körper, welche das Exoderm incrustiren, bestehen an dem dünnen Stiel aus Sandkörnchen und longitudinal gelagerten Schwamm-Nadeln; an dem kugeligen Körper aus Nadeln verschiedener Spongien, welche allseitig abstehen, meistens radial in Beziehung auf die Mitte der Kugel.

Specielle Beschreibung: *Haliphysema echinoides* bildet kleine, kugelige, einem Distelkopf ähnliche Bläschen, die auf einem dünnen und langen soliden Stiele befestigt sind. Ich fand vier Exemplare derselben aufsitzend auf der Basis eines Tiefseeschwammes (einer *Stelletta*), welcher dem zoologischen Museum zu Bergen (Norwegen) gehörte und welche mir der Director desselben, Herr Dr. KOREN, gütigst zur Untersuchung überliess. Das Gläschen, in welchem sich das Präparat vorfand, war ohne nähere Bezeichnung des Fundortes; jedoch rührte sein Inhalt nach Dr. KOREN's mündlicher Mittheilung von einer nordatlantischen Tiefseesondirung her. Der Durchmesser des kugeligen Köpfchens beträgt 0,8 Mm., den Stachelpanzer mitgerechnet 1,2—1,5 Mm.; die Länge des Stiels 1—2 Mm., die Dicke desselben 0,1—0,2 Mm.; die konische oder zwiebel förmige Basis, mit welcher der Stiel auf dem abgestorbenen Körper des Rindenschwammes befestigt ist, hat 0,6—0,8 Mm. Durchmesser.

Der eigentliche sphärische Körper dieses *Haliphysema* ist so stachelig wie ein Echinus oder ein Distelköpfchen und starrt von zahlreichen dünnen und einzelnen dickeren Nadeln, die nach allen Richtungen dicht gedrängt abstehen. (Fig. 127). Die genauere Untersuchung ergibt, dass dieser Stachelpanzer fast ausschliesslich durch die Spicula verschiedener Spongien gebildet wird, namentlich von Corticaten. Es finden sich darunter zahlreiche stärkere und feinere Ankernadeln, wie sie bei *Geodia* und *Stelletta* vorkommen; dazwischen sehr viele dünne einfache Nadeln. Die vierstrahligen Ankernadeln sind meistens so gelagert, dass der lange Hauptstrahl radial absteht und die drei Ankerzähne

an seinem freien Ende trägt, doch können die letzteren auch umgekehrt im Exoderm eingekittet sein. In letzterem finden sich ausserdem noch sehr zahlreiche, kleinere und grössere, sternförmige Spicula von *Tethya* oder *Stelletta* und Kieselkugeln von *Geodia* oder *Caminus*. Diese letzteren sind auch in grosser Zahl in den soliden Stiel eingekittet, dessen Oberfläche mit einer Schicht von einfachen und ankerförmigen Nadeln gepanzert ist. Letztere sind unregelmässig longitudinal neben einander gelagert, die drei gekrümmten Ankerzähne bald nach oben, bald nach unten gerichtet. Unten breitet sich der solide Stiel in eine unregelmässige scheibenförmige Basis aus, welche zum grössten Theile aus dicht verkitteten Kieseltheilen von *Corticaten*, *Tethya*-Sternchen und *Geodia*-Kügelchen besteht (Fig. 127).

Ein Längsschnitt durch den Körper von *Haliphysema echinoides* (Fig. 128) zeigt uns eine ziemlich enge, rundliche, fast kegelförmige Darmhöhle, die von einer dicken, zweischichtigen Wand umschlossen ist. Die äussere Schicht ist das Exoderm, welches eine sehr feste mörtelartige Masse darstellt. Diese besteht aus einem kernreichen Syncytium, welches mit den fremden Körpern des Pseudo-Skelets sehr fest verkittet ist; sowohl mit den Basaltheilen der radial abstehenden Spongien-Nadeln, als auch mit sehr zahlreichen und dicht gedrängten Fragmenten von Spongien-Nadeln und Sandkörnchen, hauptsächlich aber Lithasterisken von *Tethyen*, *Stelletten* u. s. w. Alle diese Spongien-Skelettheile, zu denen sich auch noch Sandkörnchen, kleine Splitter von zerbrochenen Muschelschalen, Echinodermen-Stacheln u. s. w. gesellen, sind sehr dicht mit einander verkittet durch eine ausnehmend feste und zähe, fast knorpelartige Sarcode-Masse. Zahlreiche, in letztere eingestreute Zellenkerne beweisen, dass wir auch hier wieder ein Syncytium vor uns haben. Die Nuclei sind von unregelmässiger, länglichrunder Gestalt, 0,005—0,007 Mm. gross. Sie sind am zahlreichsten und am leichtesten zu finden an der glatten Innenfläche des Exoderms, während die unebene, äussere Oberfläche des letzteren fast bloss von den fremden Körpern eingenommen wird.

Im Grunde der Magenöhle bildet das Exoderm in deren Axe einen zapfenartigen konischen Vorsprung (Fig. 128 c). Derselbe wird von einigen stärkern, als Fortsetzung des Stiels erscheinenden Spongien-Nadeln gestützt und scheint wesentlich als Träger der gleich zu erwähnenden Eizellen zu dienen. Wir wollen diesen Zapfen als *Columella* bezeichnen.

Das Entoderm befand sich an den vier, mir zu Gebote

stehenden Spiritus-Exemplaren in einem so mittelmässigen Erhaltungszustande, dass ich wenig mehr als die Anwesenheit eines einschichtigen Zellenlagers und im Grunde der Magenöhle von Eizellen constatiren konnte. Die Epithelzellen der Darmöhle erschienen rundlich, polyedrisch, von 0,006—0,008 Mm. Durchmesser, mit einem ungefähr halb so grossen Kern. Von dem Hals und Halskragen der Geisselzellen, wie sie *H. primordiale* zeigte, war nichts zu bemerken, eben so wenig von einer Geissel. Auch die Spur einer adoralen Geisselspirale liess sich nicht auffinden. Dagegen lag im Grunde der Magenöhle ein unregelmässiger Haufen von grossen, trübgranulirten, rundlichen Zellen, die man ihres hellen bläschenförmigen Kernes halber wohl für Eizellen zu halten berechtigt ist (Fig. 128 c, Fig. 131). Dieselben haben 0,08—0,12 Mm. Durchmesser, ihr Keimbläschen 0,02—0,04 Mm. Sie schienen an der Columella des Exoderms anzuhafte.

Haliphysema echinoides besitzt sehr viel Aehnlichkeit mit dem kleinen Tiefsee-Bewohner, den E. PERCEVAL-WRIGHT unter dem Namen *Wyvillethomsonia Wallichii* als eine Zwerg-Spongie beschrieben und abgebildet hat.¹⁾ Der fragliche Organismus wurde von WALLICH im October 1860 in einer Tiefe von 1913 Faden (= 11,478 Fuss) im atlantischen Ocean zwischen Neufundland und Grönland gefischt (58°23' N. Br.; 48°50' W. L.). Der kugelige Körper hat 2 Mm. Durchmesser und sitzt auf einem 3 Mm. langen Stiele auf; das Skelet besteht aus sehr verschieden geformten Spongien-Nadeln, insbesondere aus dreizähnigen Ankernadeln, einfachen, an beiden Enden zugespitzten, meist etwas gekrümmten Nadeln, und sehr zahlreichen Kieselsternchen. Die dreizähnigen Anker haben theils drei einfache, theils gabelspaltige Zähne und einen sehr langen, spitzen Stiel. Das sind Elemente, wie sie nur bei den Rindenschwämmen oder Corticaten vorkommen. Allein ihre Lagerung und Anordnung in der kleinen *Wyvillethomsonia* ist ganz verschieden von derjenigen der Corticaten, wie auch PERCEVAL-WRIGHT ganz richtig hervorhebt. Ausserdem fand derselbe bei einem seiner drei Exemplare zwischen jenen Corticaten-Nadeln sechsstrahlige Spicula, wie sie nur die ganz verschiedenen Hexactinellen besitzen. Aus allen diesen Gründen möchte ich glauben, dass *Wyvillethomsonia Wallichii* keine echte Spongie ist, sondern ein *Haliphysema*, welches sich sein Skelet aus den Spicula

¹⁾ E. PERCEVAL WRIGHT, On a new genus and species of Sponge from the deep-sea. Quarterly Journ. of micr. sc. 1870; Vol. X, p. 7; Pl. II.

verschiedener Spongien, vorzugsweise Corticaten, aufgebaut hat. In der speciellen Zusammensetzung desselben, wie in der gesammten Körperform und Grösse gleicht sie unserem *H. echinoides* so sehr, dass mir ihre specifische Identität wahrscheinlich ist. Eine Abweichung würde allerdings darin bestehen, dass sich der Stiel bei *Wyvillethomsonia* durch die Axe der ganzen Magenöhle fortsetzt, wie eine lange Columella. Vielleicht bilden sich hier die Eier. Eine kürzere Columella besitzt aber auch unser Haliphysema. Von dem Geissel-Epithel des Entoderms sagt PERCEVAL-WRIGHT, der nur conservirte Präparate untersuchen konnte, nichts; ebenso von Poren nichts. Spätere Beobachter derselben Art werden genau darauf zu achten haben.

Fundort: Tiefsee des Nord-Atlantischen Oceans; WALLICH, KOREN.

3. *Haliphysema globigerina*, H.

Taf. XI.

Diagnose: Körper der Person birnförmig, auf einem sehr dünnen und langen Stiel befestigt. Stiel solid, cylindrisch, oben konisch verdickt und 4—6mal so lang, aber kaum $\frac{1}{10}$ so dick als der Körper. Magenöhle birnförmig. Mundöffnung einfach. Die fremden Körper, welche das Exoderm incrustiren, bestehen aus den Bestandtheilen des Tiefseeschlammes, in der Körperwand zum grössten Theil aus Rhizopoden-Schalen, im Stiele meistens aus Coccolithen und Coccosphaeren.

Specielle Beschreibung: *Haliphysema globigerina* zeichnet sich vor den übrigen bis jetzt bekannten Physemarien dadurch aus, dass die Bestandtheile des Skelets zum grössten Theile nicht Schwammnadeln und Sandkörnchen, sondern Rhizopoden-Schalen sind, vorzugsweise Globigerinen. Offenbar ist diese eigenthümliche Panzerbedeckung durch unmittelbare Anpassung an das Baumaterial des Wohnortes, an den Globigerinen-Schlamm gebildet, der die Tiefen des Oceans bedeckt. Ich erhielt diese merkwürdige Physemarie von Herrn RANDROPP in Thorshavn (Far-Öer). Das mit Weingeist gefüllte Gläschen, in welchem ich dieselben fand, enthielt ausserdem mehrere Tiefsee-Spongien, aber keine nähere Bezeichnung über Fundort und Tiefe. In derselben Sammlung befanden sich auch die Tiefgrundproben aus dem nordatlantischen Ocean, welche ich meiner Untersuchung von Bathybius zu

Grunde gelegt habe.¹⁾ Die Bestandtheile dieses Globigerinen-Schlammes sind ganz dieselben, welche das Pseudo-Skelet unsers Haliphysema zeigt, und daher erscheint die Vermuthung gerechtfertigt, dass das letztere in denselben grossen Tiefen lebte.

Der Körper zeigte bei allen drei mir vorliegenden Exemplaren ziemlich dieselbe birnförmige Gestalt und auch dieselben Grössen-Verhältnisse. Die Birnform ist sehr regelmässig. Die Länge beträgt 1—1,3 Mm., die Dicke 0,8—1 Mm. Der schlanke, S-förmig gebogene Stiel ist 2—4 Mm. lang, 0,1—0,12 Mm. dick. Unten war der Stiel bei allen drei Exemplaren abgebrochen, so dass er möglicherweise noch eine bedeutendere Länge erreicht. Worauf die Thierchen befestigt waren, liess sich aus diesem Grunde nicht ermitteln.

Das Exoderm besteht aus einer sehr zähen und festen, kernhaltigen Sarcode, welche mit den bekannten Bestandtheilen des Bathybius-Schlammes zu einem harten Mörtel verkittet ist. Die Hauptbestandtheile sind Rhizopoden-Schalen und unter diesen vor allen Globigerinen, dickschalige (K) und dünnschalige (G) ungefähr in gleichen Verhältnissen. Dazwischen finden sich einzelne Rotalien, Polystomellen, Textularien (T) und andere kalkschalige Polythalamien; ausserdem auch einzelne Radiolarien: Haliomma (H), Euchitonia (E), Trematodiscus (D) u. s. w. Zwischen den ganzen Schalen liegen allenthalben Fragmente von zerbrochenen Schalen, ferner Coccolithen und Coccospaeren, kleine Sandkörnchen und Fragmente von Spongien-Nadeln, letztere in sehr geringer Quantität. Die flacheren Schalen sind sämmtlich in Tangential-Ebenen gelagert. In dem verkittenden Sarcode-Mörtel zwischen den Schalen sind nur hier und da einzelne Zellenkerne wahrzunehmen und diese sind nicht leicht aufzufinden. Dagegen liegt unter dem Pseudoskelet und nicht scharf von ihm zu trennen, eine dünne Sarcode-Schicht, welche reich an Zellenkernen ist und nur wenige fremde Körper, meist kleinste Fragmente und Coccolithen enthält. Die innere Oberfläche dieses Syncytium, auf welcher das Entoderm aufsitzt, ist ganz glatt und unmittelbar unter derselben erscheinen die Nuclei in einer sehr regelmässigen

¹⁾ HAECKEL, Bathybius und das freie Protoplasma der Meeres-tiefen. Studien über Moneren und andere Protisten, p. 86. Das von H. RANDROPP erhaltene Gläschen mit Globigerinen-Schlamm trug die Aufschrift: „Dredged of Professor Thomson und Dr. Carpenter with the steamer „Porcupine“ on 2435 Fathoms, 22. Juli 1869. Lat. 47°38'; Long. 12°4'.

Schicht, in gleichen Abständen vertheilt. Die Kerne sind länglich rund, 0,002—0,004 Mm. gross, meistens von einem kleinen Körnchenhofe umgeben. (Fig. 134.)

Der lange dünne Stiel des Körpers ist sehr fest und zugleich sehr elastisch. Auf einem Querschnitt (Fig. 136) zeigt sich, dass derselbe solid ist und dass seine centrale Axensubstanz verschieden von der peripherischen Rindensubstanz und ziemlich scharf von dieser getrennt ist. Die Axensubstanz besteht fast blos aus Protoplasma, mit sehr zahlreichen Kernen, welche in regelmässigen Abständen und parallel der Längsaxe gelagert sind (Fig. 136n). Die Rindensubstanz hingegen besteht vorzugsweise aus Coccolithen (Discolithen und Cyatholithen).¹⁾ Die Menge des Protoplasma, welches dieselben verbindet, ist sehr gering und ebenso die Zahl der Kerne, die dazwischen zertreut liegen.

Ein Längsschnitt durch den Körper (Fig. 133) zeigt eine geräumige Magenöhle von birnförmiger oder fast kugeligter Gestalt und 0,8 Mm. Durchmesser. Oben öffnet sich dieselbe durch einen kreisrunden Mund von 0,15 Mm. Durchmesser. Diese Mundöffnung ist nabelförmig eingezogen. Auf einem gut gelungenen Längsschnitt durch die Mitte derselben zeigt sich, dass die Wand der Magenöhle hier eine förmliche Einstülpung, eine Art Schlund bildet. Diesem gegenüber erhebt sich im Grunde der Magenöhle ein kurzer konischer Zapfen, eine Columella, ähnlich wie bei *H. echinoides* (Fig. 133 c, 135 c).

Das Verhalten des Entoderms liess sich leider an den wenigen Spiritusexemplaren nicht genau erkennen. Nur die Anwesenheit einer einfachen Epithelschicht liess sich constatiren (Fig. 133 i). Dieses Gastral-Epithelium bestand aus einer einzigen Schicht polyedrischer, kernhaltiger Zellen von 0,004—0,006 Mm. Durchmesser und schien die ganze Innenfläche der Magenöhle gleichmässig zu überziehen (Fig. 134 i). An dem konischen Zapfen im Grunde der Magenöhle waren diese Zellen etwas grösser, vielleicht Mutterzellen von Eiern? (Fig. 135 o). Ob sich das Entoderm-Epithel auch noch auf die schlundartige Einstülpung fortsetzte, liess sich nicht entscheiden.

Fundort: Tiefsee des Nord-Atlantischen Oceans. RANDROPP.

¹⁾ Ueber Coccolithen (Discolithen und Cyatholithen) und Coccospaeren, vergl. den citirten Aufsatz über *Bathybius* (S. 190 Anmerkung).

3. *Haliphysema Tumanowiczii*, BOWERBANK.

(BOWERBANK, Monograph of the British Spongiade Vol. I, p. 179, Taf. XXX, Fig. 359; Vol. II, p. 76).

Diagnose: Körper der Person keulenförmig oder eiförmig, auf einem kurzen, dicken Stiel befestigt. Stiel hohl, cylindrisch, ungefähr so lang als der Körper und halb so dick, unten mit scheibenförmig verbreiteter hohler Basis aufsitzend. Magenöhle keulenförmig, unten bis in die Basis fortgesetzt. Mundöffnung einfach. Die fremden Körper, welche das Exoderm incrustiren, bestehen zum grössten Theile aus Spongien-Nadeln und deren Fragmenten; dazwischen finden sich, namentlich im Stiel, zahlreiche Sandkörnchen.

Specielle Beschreibung: *Haliphysema Tumanowiczii* ist das erste Physemarium, von dem eine Beschreibung und Abbildung gegeben wurde. Es geschah dies vor zwölf Jahren (1864) durch BOWERBANK (l. c.). Abgesehen davon, dass derselbe das Entoderm nicht erwähnt, welches die Innenfläche der Magenöhle auskleidet, ist seine Beschreibung sehr genau; auch die Abbildung, von der OSKAR SCHMIDT im zweiten Supplemente zu seinen adriatischen Spongien (Fig. 13) eine Copie gegeben hat, ist recht naturgetreu (Vergl. oben S. 173).

BOWERBANK erhielt das *Haliphysema Tumanowiczii*, das er zu Ehren seines Entdeckers benannte, zuerst durch diesen vom Diamant-Grund bei HASTINGS, später auch noch von mehreren anderen Stellen der britischen Küste. Ich selbst beobachtete diese Art während meines Aufenthaltes an der norwegischen Küste (1869), auf der Insel Gis-Oe, in der Nähe von Bergen. Das kleine Physemarium sass daselbst in einzelnen Exemplaren auf den Wurzeln von Laminarien, die ich mit dem Schleppnetz aus einer Tiefe von ungefähr 60—80 Fuss heraufgeholt hatte. In Grösse, Form und Skelettbildung stimmten diese norwegischen Exemplare so sehr mit den von BOWERBANK beschriebenen britischen überein, dass ich der genauen Darstellung des letzteren hier nur Wenig hinzuzufügen habe.

Der eigentliche Körper ist oval oder birnförmig, 1—1,2 Mm. lang und halb so dick. Ebenso lang, aber nur ein Viertel so dick ist der hohle cylindrische Stiel, der sich unten in eine scheibenförmige convexe Basis ausbreitet. Letztere ist an den norwegischen Exemplaren kleiner als an den britischen. Durchschnitte durch den kleinen

Schlauch zeigen eine geräumige Höhle, die sich oben durch eine kreisrunde einfache Mündung öffnet, und deren dünne Wand deutlich aus zwei verschiedenen Schichten besteht. Die innere Schicht, das Entoderm, ist ein einfaches Geissel-Epithel; die Geisselzellen desselben schienen mir damals sehr ähnlich denjenigen der Kalkschwämme zu sein; eine genauere Untersuchung derselben habe ich nicht angestellt. Die äussere Schicht, das Exoderm, ist ein kernhaltiges Syncytium, gebildet aus verschmolzenen Zellen, welche eine Masse fremder Körper aufgenommen und zu einem Pseudo-Skelet verkittet haben. Die meisten dieser fremden Körper sind in der unteren Körperhälfte Sandkörnchen und Fragmente von Schwammnadeln; in der oberen Hälfte längere Spongien-Spicula (theils einfache spitzige, theils geknöpfte), welche oralwärts gerichtet abstehen. Hierin stimmten die norwegischen Exemplare ganz mit BOWERBANK's Darstellung überein. Eine genauere Untersuchung unterliess ich damals, weil ich eine kleine Psammopongie mit zufällig geschlossenen Poren vor mir zu haben glaubte.

Fundort: Nord-Atlantischer Ocean: Britische Küsten: „Diamond ground of Hastings, TUMANOWICZ; Berwick Bay, JOHNSTON; Callercoats (?) ALDER.“ Norwegische Küste: Gis-Oe bei Bergen, HAECKEL.

5. *Haliphysema ramulosum*, BOWERBANK.

(BOWERBANK, Monograph of the British Spongiadae, Vol. II, p. 79; Vol. III, Pl. XIII, Fig. 1.).

Diagnose: Stockbildend. Stöckchen gabelspaltig verzweigt. Gabeläste (oder Personen des Stockes) cylindrisch, am Ende kolbenförmig oder fast kugelig angeschwollen. Die dünne Körperwand umschliesst eine geräumige Darmhöhle; diese öffnet sich am Ende jedes Astes durch einen Mund. Die fremden Körper, welche das Exoderm incrustiren, bestehen zum grössten Theile aus Fragmenten von Spongien-Nadeln, welche parallel der Längsaxe der Aeste gelagert sind. Von den angeschwollenen Enden stehen längere Spongien-Nadeln divergirend ab.

Specielle Beschreibung: *Haliphysema ramulosum*, die zweite von BOWERBANK beschriebene Art, wird von ihm mit folgender Diagnose bezeichnet: „Sponge pedicelled, ramose; branching dichotomously; branches cylindrical, smooth and even; distal termination subglobose, hispid; Oscula and pores inconspicuous. Dermal membrane thin and translucent. Skeleton mem-

branous, with an incorporation of spicula of various sizes and shapes, and of minute grains of sand.“ Von dieser Art ist nur ein Exemplar bekannt, welches NORMAN bei Guernsey auf einem Skeletbruchstück von *Gorgonia* aufsitzend fand. Dasselbe ist zwei Linien hoch und ebenso breit und zeigt acht cylindrische Gabeläste, die am Ende kolbig, fast kugelig angeschwollen sind. Die Röhren-Wände sind sehr dünn und bestehen aus organischer Substanz, welche mit feinen Sandkörnern, Bruchstücken von kleinen Schwamm-Nadeln und anderen fremden Körpern verkittet ist. In der Auswahl und Einverleibung des fremden Skelet-Materials zeigt sich eine sehr bemerkenswerthe Methode. Die Sandkörner sind alle innerhalb einer gewissen Grössen-Stufe ausgesucht und alle grösseren sind verschmälert. Ebenso sind auch die Spiculafragmente alle so kurz gewählt, dass sie sich leicht neben einander symmetrisch ordneten, in einer Ebene und parallel der Längsaxe. Nur für die Bewaffnung des Endkolbens sind grössere und besser erhaltene Spicula verwendet. Auch hier, wie bei *H. Tumanowiczii*, gehören die Spicula verschiedenen Spongien-Arten an, und auch hier sind die allseitig abstehenden geknüpften Spicula bald mit dem stumpfen Knopf nach dem ab-oralen (proximalen), bald nach dem oralen (distalen) Ende gekehrt. Daraus allein schon geht deutlich hervor, dass auch hier die sämtlichen Skelettheile fremde Körper und keine Producte des angeblichen Schwammes sind. BOWERBANK wirft daher schliesslich die Frage auf, ob nicht *Haliphysema* richtiger zu den Sand-schwämmen oder Psammospongien (Hornschwämmen mit Sand-Skelet, *Dysidea* etc.), als zu den eigentlichen Kieselschwämmen zu stellen sei, eine Frage, welche (die Spongien-Natur dieses Organismus angenommen) bejaht werden müsste. Aber auch bei *H. ramulosum*, wie bei *H. Tumanowiczii*, fand der englische Beobachter weder Oscula noch Poren, und doch ist der Besitz von Poren für den Begriff der „Porifera“ unerlässlich.

Fundort: Britische Küste: Guernsey, NORMAN.

15. Das Genus *Gastrophysema*.

Taf. XII—XIV.

Die neue Gattung *Gastrophysema* gründe ich für solche Physemarien, deren schlauchförmiger Körper nicht einfach und ein-kammerig, wie bei *Haliphysema*, sondern durch eine oder mehrere,

ringförmige Einschnürungen in zwei oder mehrere hinter einander gelegene Kammern abgetheilt ist. Bis jetzt erscheint dieses Genus nur durch zwei Species vertreten. Die eine Art (*G. dithalamium*) ist zweikammerig und lebt im Mittelmeer. Bau und Entwicklung derselben bis zur Gastrula-Bildung konnte ich in Smyrna eingehend untersuchen. Die andere Art (*G. scopula*) ist fünfkammerig und lebt an den britischen Küsten. Das ist derselbe Organismus, welchen CARTER unter dem Namen *Squamulina scopula* beschrieben und zu den Foraminiferen gestellt hat. CARTER'S ausführliche Darstellung ist sehr detaillirt bezüglich der äusseren Form-Verhältnisse. Dagegen sagt er nichts von dem zweischichtigen Bau des schlauchförmigen Körpers und von dem charakteristischen Geissel-Epithel der Magenhöhle. Es bleibt also immerhin möglich, dass der von ihm beobachtete Organismus in eine andere Thiergruppe gehört. Aber die auffallende Aehnlichkeit mit unserem *G. dithalamium* in der gesamten Gestalt und Grösse, der Kammerbildung und Skelettbildung lässt es wohl gerechtfertigt erscheinen, wenn ich auch *G. scopula* einstweilen in dieser Gattung aufführe.

Charakteristik des Genus *Gastrophysema*: Körper der Person einfach schlauchförmig, einaxig, gegliedert, am aboralen Pole der Axe durch einen Stiel am Meeresboden befestigt. Mehrere (2—5) Glieder von verschiedener Grösse und Form liegen hintereinander, durch quere Einschnürungen unvollständig getrennt. Höhle des Schlauches (Magenhöhle) dem entsprechend in mehrere (2—5) communicirende Kammern getheilt; die letzte Kammer am oralen Pole der Axe durch einen Mund geöffnet. Körperwand aus zwei Schichten gebildet: innere Schicht ein einfaches Geissel-Epithel, im aboralen Theile Eizellen bildend; äussere Schicht ein kernhaltiges Syncytium, aus verschmolzenen Zellen gebildet, welche eine Masse fremder Körper aufgenommen und so ein festes Pseudo-Skelet gebildet haben.

Uebersicht der Species von *Gastrophysema*.

Körper der Person keulenförmig, zweikammerig; die aborale Kammer kugelig, auf einem kurzen Stiel befestigt; die orale Kammer eiförmig, um ein Drittel grösser, mit einer trichterförmigen Mundöffnung. 1. *G. dithalamium*.

Körper der Person keulenförmig, fünfkammerig; die unterste Kammer eine convexe Fuss Scheibe; die folgenden von der zweiten bis vierten an Grösse zunehmend; die fünfte viel grösser als die vorhergehenden, mit einer einfachen Mundöffnung 2. *G. scopula*.

1. *Gastrophysema dithalamium* H.

Taf. XII—XIV.

Diagnose: Körper der Person im Ganzen länglich keulenförmig, durch eine mittlere Einschnürung in zwei über einander liegende Kammern eingetheilt, auf einem kurzen cylindrischen Stiel befestigt, der mit scheibenartig verbreiteter Basis aufsitzt. Am entgegengesetzten (oberen) Ende eine einfache kreisrunde Mundöffnung. Die obere (distale oder orale) Kammer ellipsoid oder eiförmig, um ein Drittel in jeder Dimension grösser als die untere (proximale oder aborale) kugelige Kammer. Stiel und Fuss Scheibe solid. Die Höhlen beider Kammern hängen durch einen engen Hals (Sipho) zusammen. In der aboralen Kammer entwickeln sich die Eier (Bruthöhle). In der oralen Kammer (Magenhöhle) findet sich nahe der Mundöffnung eine Geisselspirale. Die fremden Körper, welche das Exoderm incrustiren, bestehen in der unteren Hälfte zum grössten Theile aus Sandkörnern und Bruchstücken von Schwammnadeln, in der oberen Hälfte (in der Wand der zweiten, grösseren Kammer) aus längeren Spicula von verschiedenen Spongien-Arten. Diese sind allseitig abstehend, mit den Spitzen oralwärts gerichtet.

Specielle Beschreibung: *Gastrophysema dithalamium* stellt in ausgebildetem Zustande einen länglichen kolbenförmigen Schlauch von bräunlichgrauer Farbe und von 2—3 Mm. Länge dar, welcher durch eine mittlere Einschnürung in zwei Hälften von nahezu gleicher Länge getheilt ist. (Fig. 137). Die obere Hälfte besteht aus einem eiförmigen oder ellipsoiden, stacheligen Schlauche, der dicht mit abstehenden Schwammnadeln bewaffnet ist. Die untere Hälfte besteht aus einem kleineren kugeligen Bläschen, das durch einen kurzen konischen Stiel auf einer scheibenförmig verbreiterten Fuss Scheibe aufsitzt. Mittelst der letzteren ist der schlauchförmige Körper auf verschiedenen Gegenständen des Meeresbodens befestigt, namentlich auf alten abgestorbenen Stöcken von *Cladocora caespitosa*, welche in grosser Menge den Boden des Hafens von Smyrna bedecken ¹⁾.

¹⁾ Ich erhielt dieselben beim Dredgen in dem mittleren Theile des Hafenbeckens von Smyrna, wobei ich mich der Dampfbarke der k. k. österreichischen Corvette „Zryni“ mit grossem Vortheile bedienen konnte. Ich benutze diese Gelegenheit, um dem Commandanten der letzteren, Herrn Cor-

Vielleicht ist unser *Gastrophysema* an diesem Orte nicht selten. Trotzdem gelingt es nur schwer dasselbe zu entdecken, da eine Masse von Spongien, Hydroiden, Bryozoen u. s. w., gemengt mit Algen, in buntestem Gewirr den schlammigen Boden überwuchern. Nur durch einen glücklichen Zufall wurde ich auf eine kleine Gruppe von drei *Gastrophysemen* aufmerksam, welche zwischen den basalen Aesten eines alten abgestorbenen *Cladocora*-Stockes versteckt sassen, der mit Bryozoen und Spongien bedeckt war. Bei anhaltendem Suchen fand ich noch einige andere Exemplare theils auf *Cladocora*-Resten, theils auf Muschel-Fragmenten und Steinen, die mit *Phallusia mammillata* besetzt waren. Glücklicherweise waren die meisten Exemplare geschlechtsreif und enthielten Eier auf verschiedenen Stufen der Entwicklung, bis zur Gastrulabildung.

Die Länge des vollkommen entwickelten *Gastrophysema dithalamium* beträgt 2—2,5, höchstens gegen 3 Mm. (Fig. 137, 140). Davon kommt ungefähr die Hälfte auf die obere (orale) eiförmige Kammer, deren grösste Dicke 0,7 Mm. erreicht. Die untere (ab-orale) kugelige Kammer hat nur 0,5—0,6 Mm., die ringförmige Einschnürung zwischen beiden 0,3 Mm. Durchmesser. Die Dicke des Stiels beträgt in der Mitte seiner Länge (wo er gewöhnlich am dünnsten ist) 0,1 Mm. Der Durchmesser der flach kegelförmigen, massiven Fuss Scheibe kommt ungefähr demjenigen der unteren Kammer gleich.

Die Gestalt scheint bei *Gastrophysema dithalamium* ebenso wie bei *G. scopula* wenig zu variiren. Wie CARTER bei letzterem constant fünf hinter einander liegende Kammern beobachtete und wie diese immer nahezu dieselben Form- und Grössen-Verhältnisse

vetten-Capitain LANG, meinen aufrichtigen Dank für die Liberalität auszusprechen, mit welcher derselbe mir den Gebrauch der Dampfbarkasse behufs der Schleppnetzfisherei in der Bai von Smyrna gestattete. Nicht minder bin ich meinem hochverehrten Freunde, Herrn Ritter Dr. CARL VON SCHERZER, dem verdienstvollen wissenschaftlichen Leiter der Novara-Expedition (damals k. k. Oesterr. General-Consul in Smyrna, jetzt in London) zum herzlichsten Danke für die zuvorkommende und mir höchst werthvolle Unterstützung verpflichtet, durch welche er meine zoologischen Untersuchungen während meines Aufenthalts in Smyrna förderte. Nur seiner lebendigen Theilnahme an denselben, seiner liebenswürdigen Gastfreundschaft und seiner Bekanntschaft mit den dortigen Verhältnissen verdanke ich es, dass es mir möglich war, eine Uebersicht der dortigen Verhältnisse zu gewinnen, die Fauna des Hafens kennen zu lernen und die vorliegenden Beobachtungen über Bau und Entwicklung von *Gastrophysema* anzustellen.

darboten, so zeigten auch alle Personen unseres *G. dithalamium*, die ich in Smyrna beobachtete, nur geringe Abweichungen in der Grösse und Form ihres zweikammerigen Körpers.

Die Aussenfläche des Körpers ist allenthalben mit fremden Körpern bedeckt, die jedoch nicht etwa, gleich Sabella-Röhren, durch einen ausgeschiedenen und erhärteten Schleim verkittet, sondern wirklich in das Syncytium des Exoderms aufgenommen sind (wie bei den Sandschwämmen oder Psammospongien). Bei schwacher Vergrößerung erscheint die untere (aborale) Hälfte von aussen ziemlich glatt, dagegen die obere (orale) Hälfte stachelig, wie ein Distelköpfchen. Bei starker Vergrößerung zeigt sich, dass das Pseudo-Skelet des Exoderms im ersteren Theile grösstentheils aus Sandkörnchen und Fragmenten verschiedener Spongien-Nadeln zusammengesetzt ist, die regellos mit einander gemengt und verkittet sind. Dagegen besteht das Skelet der oralen Körperhälfte zum grössten Theile aus längeren Spicula verschiedener Spongien-Arten. Dieselben stehen allseitig ab und divergiren oralwärts gerichtet. Die Spicula sind theils vollständig, theils zerbrochen. Neben ganz einfachen, umspitzigen Nadeln finden sich zahlreiche geknöpfte Spicula und eine geringere Zahl von dreizähnigen Anker-nadeln. Die letzteren sind meist so gelagert, dass die drei Anker-zähne auswärts gerichtet sind, die Spitze des Hauptstrahls im Exoderm befestigt (Fig. 137). Auch bei den geknöpften Nadeln ist wenigstens das stumpfe Ende auswärts, das spitze einwärts gekehrt. Dazwischen finden sich aber auch einzelne Spicula in umgekehrter Lagerung, ferner Fragmente von anders geformten Nadeln, welche ganz verschiedenen Arten angehören, und endlich feinste Sandkörnchen. Hieraus ergibt sich mit Sicherheit, dass die Spicula keine Producte des Organismus selbst, sondern fremde Körper sind, welche derselbe aus seiner nächsten Umgebung, aus dem Schlamm des Meeresbodens aufgenommen hat. In der That zeigten die Schlamm-Reste, welche in den Ritzen und Löchern der alten Cladocora-Stöcke sich fanden, die gleiche Zusammensetzung, wie das Skelet der Gastrophysemen, die auf ihnen befestigt waren.

Ein Längsschnitt durch *Gastrophysema dithalamium* öffnet uns einen befriedigenden Einblick in die interessante Organisation dieses merkwürdigen Gastracaden (Fig. 140, 141). Wir sehen, dass beide Kammern eine geräumige Höhle enthalten und durch eine enge Thüre, einen „Sipho“, mit einander communiciren (y). Die Höhle der aboralen Kammer (b) ist blind geschlossen. Die

Höhle der oralen Kammer (v) öffnet sich oben durch eine Mündung (m). Die Dicke der Wand ist in der vorderen und hinteren Kammer fast gleich, 0,08—0,1 Mm. Nur in der Umgebung der Mundöffnung ist die Wand verdünnt. Ueberall besteht die Wand der Höhle deutlich aus zwei scharf getrennten Schichten: den beiden primären Keimblättern. Das Entoderm bildet ein einfaches Geissel-Epithel und entwickelt zugleich in der aboralen Kammer die Eier. Das Exoderm besteht aus einem Syncytium von verschmolzenen Zellen, welche die fremden Körper aufgenommen haben. Der solide Stiel und die Fuss Scheibe, die keine Fortsetzung der gastraln Höhlung enthalten, sind blos vom Exoderm und von fremden Skelettheilen gebildet.

Das Exoderma oder Hautblatt (e) lässt bei genauerer Untersuchung ganz ähnliche Verhältnisse erkennen, wie wir sie bei *Haliphysema primordiale* geschildert haben. Auch hier überzeugt man sich bald bei passender Behandlung, dass die ganze Dermalschicht der Körperwand von einem wahren Syncytium gebildet wird, welches aus völlig verschmolzenen Zellen zusammengesetzt ist, und in welches die fremden Körper eingebettet sind. Das beweisen deutlich die überall zerstreuten Zellkerne, welche nach Färbung mit Carmin, besonders wenn vorher verdünnte Osmiumsäure kurze Zeit eingewirkt hatte, sehr deutlich hervortreten (Fig. 138n, 139n, 141n, 148n). Die Kerne sind theils kugelig, theils länglich rund, ellipsoid oder eiförmig, von 0,004—0,007 Mm. Durchmesser. Auch hier ist häufig jeder Kern von einem rundlichen oder sternförmig ausstrahlenden Körnchenhofe umgeben (Fig. 148n). Doch ist dieser Hof niemals scharf gegen das internucleare Gewebe abgegrenzt und daher scheint es nicht gestattet, den ersteren als eigentlichen Zellenleib, das letztere als Intercellular-Substanz aufzufassen.

Die Grundsubstanz des Syncytium erscheint hyalin oder feinkörnig, hier und da schwach faserig differenzirt. Sehr bemerkenswerth ist, dass diese fibrilläre Differenzirung an zwei Stellen zu einem wirklichen Zerfall derselben in parallele Fibrillen zu führen scheint, die wahrscheinlich nach Art von Muskelfibrillen wirksam sind. Es zeigt sich nämlich erstens an der Pforte zwischen beiden Kammern (Fig. 140y, 141g) und zweitens an dem Rande der Mundöffnung (m) eine schwache ringförmige Verdickung des Exoderm-Syncytiums; und wenn es gelingt, sich diese von der inneren Fläche der Gasterhöhle her zur Anschauung zu bringen, so bemerkt man bei starker Vergrößerung eine Anzahl von sehr

feinen parallelen Ringstreifen, denen die gestreckten Kerne parallel gelagert sind (Fig. 148). Wahrscheinlich dienen dieselben zur Verengerung und vielleicht selbst zum zeitweiligen Verschluss der Oeffnungen, welche sie umgeben. Wäre diese Vermuthung richtig, so würde *Gastrophysema* sein Osculum in ähnlicher Weise durch eine Mundhaut (oder Ocular-Membran) verschliessen können, wie ich dies von den Kalkschwämmen beschrieben habe (Monogr. Bd. I, S. 266). In ähnlicher Weise wird vielleicht auch der Hohlraum der oberen Kammer (der eigentlichen Magenhöhle, v) von demjenigen der unteren Kammer (der Bruthöhle, b) durch eine Sphincter-ähnliche Ringmembran zeitweilig ganz oder theilweise abgeschlossen werden können.

Das Entoderma oder Darmblatt bietet bei *Gastrophysema* ähnliche, jedoch verwickeltere Verhältnisse dar, als wir bei *Haliphysema* gefunden haben. Allerdings ist auch dort wie hier die ganze gastrale Höhlung des Schlauches von einem zusammenhängenden einschichtigen Geissel-Epithel ausgekleidet. Während aber dieses Epithelium bei *Haliphysema* in der ganzen Magenhöhle ein einfaches Lager von gleichartigen Geisselzellen bildet, nur durch die eingestreuten Eizellen unterbrochen und oben an der Mundöffnung durch die adorale Wimperspirale begrenzt, zeigt das einschichtige Gastral-Epithelium von *Gastrophysema dithalamium* in beiden Abtheilungen des Körpers eine verschiedene Beschaffenheit. In der grösseren oralen Kammer liegen zwischen den Geisselzellen einzelne Drüsenzellen (d) zerstreut und eine sehr entwickelte Geisselspirale von mehreren Windungen (a) tritt stark hervor. In der kleineren aboralen Kammer hingegen bilden sich ausschliesslich die Eier und entwickeln sich die befruchteten Eier zu Gastrula-Embryonen. Sie kann daher als Geschlechtskammer, Bruthöhle oder Uterus, bezeichnet werden (b). Die orale Kammer allein scheint hier als ernährende Darmhöhle zu fungiren und kann demnach auch in engerem Sinne als Magenhöhle unterschieden werden (v).

Wir treffen also, wenn wir die einfacheren Verhältnisse von *Haliphysema* vergleichen, einen interessanten Fortschritt in der Gastraeaden-Organisation. Bei *Haliphysema* ist die einfache Urdarmhöhle gleichzeitig ernährende Magenhöhle und eierbildende Geschlechtshöhle, wie bei den einfachsten Spongien. Bei unserem zweikammerigen *Gastrophysema* hingegen sind die beiden fundamentalen Functionen des vegetativen Lebens, Ernährung und Fortpflanzung, bereits gesondert; die erstere ist auf die orale,

die letztere auf die aborale Kammer beschränkt. Ausserdem aber finden wir auch noch weitere Differenzirungen im Epithelium, indem in der Magenöhle zwischen den flimmernden Geisselzellen einzelne nicht flimmernde Drüsenzellen zerstreut sind und auch die adorale Geisselspirale eigenthümlich entwickelt ist. Das genauere Verhalten dieser verschiedenen Entoderm-Formationen ist folgendes:

Das Geissel-Epithelium der Magenöhle (Fig. 138 f, Fig. 145 f, 147 f) bildet ein einschichtiges Lager von cylindrisch-konischen Geisselzellen, welche nicht wesentlich von denjenigen des *Haliphysema primordiale* verschieden sind. Nur erscheint der Leib der Geisselzellen selbst etwas kleiner, hingegen der Hals und Kragen derselben etwas grösser und die Geissel länger als bei *Haliphysema*. Der Kern der Geisselzellen ist von derselben Grösse und Form. Hals und Kragen zeigen je nach den Contractions-Zuständen sehr verschiedene Formen (Fig. 138).

Regelmässig zerstreut zwischen den Geisselzellen finden sich im grössten Theile der Magenöhle einzelne grössere, nicht flimmernde Zellen, welche wahrscheinlich als einzellige Drüsen zu betrachten sind (Fig. 138 d, 140 d, 145 d, 147 d). Es sind das birnförmige oder flaschenförmige Zellen, welche ungefähr doppelt so gross als die Geisselzellen und durch ein dunkel pigmentirtes Protoplasma ausgezeichnet sind. Sie fallen daher schon bei schwacher Vergrösserung als dunkle Punkte auf der helleren Gastralfläche in die Augen (Fig. 140 d). Auf Querschnitten durch die Magenwand (Fig. 145 d) zeigt sich, dass diese birnförmigen Zellen nicht flach auf der Innenseite des Exoderm aufsitzen, wie die benachbarten Geisselzellen, sondern tiefer als diese, ein wenig in das stützende Gewebe des Exoderm eingesenkt, so dass etwa zwei Drittel ihres Körpers vom Syncytium umschlossen sind (Fig. 138 d, 139 d). Der verdünnte flaschenförmige Hals der Zellen dagegen liegt zwischen den Geisselzellen und ragt bisweilen etwas über deren Epithelfläche vor. Das Protoplasma dieser flimmerlosen Zellen ist sehr trübe und enthält eine Menge dunkler, brauner oder schwärzlicher, rundlicher Pigmentkörner und ausserdem stark lichtbrechende Fettkügelchen. Bisweilen scheint das Protoplasma etwas aus dem Flaschenhals vorzutreten. Das hyaline Exoplasma erscheint als eine besondere Hautschicht der Zelle differenzirt oder bildet vielleicht wirklich eine Zellenmembran. Der Kern ist gewöhnlich nicht sichtbar, ganz durch die dunkle Umhüllung der Fettkörnchen und Pigmentkörnchen verdeckt. Wenn es aber bei starkem Drucke auf die

isolirten Zellen gelingt sie zu zerdrücken, so tritt der Nucleus deutlich vor, als ein helles Kügelchen von 0,005 Mm. Durchmesser, mit einem dunklen Nucleolus (Fig. 147). Ich glaube demnach nicht irre zu gehen, wenn ich diesen pigmentirten birnförmigen Zellen eine secretorische Function zuschreibe und sie als einzellige Drüsen auffasse.

Der adorale Strudel-Apparat von *Gastrophysema* ist viel stärker als derjenige von *Haliphysema* entwickelt. Während bei letzterem die stärkeren Geisselzellen, die denselben zusammensetzen, nur eine fast ringförmige Spirale bilden, finden wir bei letzterem ein förmliches Schrauben-Gewinde, welches zwei bis drei, vielleicht vier und mehr Windungen innerhalb der Schlundhöhle beschreibt (Fig. 144). Als Schlundhöhle können wir den engeren, trichterförmigen Eingangstheil der Magenhöhle, unmittelbar unter der Mundöffnung bezeichnen. Die letztere ist ein kreisrundes Loch von 0,12—0,3 Mm. Durchmesser. Der oberste Theil der Körperwand, welcher den Rand der Mundhöhle bildet, ist stark verdünnt, der Rand selbst zugeshärft und zugleich etwas nach aussen gekehrt und ausgeschweift, ähnlich dem Rande einer Urne oder Vase (Fig. 141 m). Die Schwammnadeln, welche denselben unmittelbar umgeben, sind derartig divergirend gestellt, dass sie zusammen einen trichterförmigen oder konischen Kranz bilden, in dessen Tiefe (im Halse des Trichters) die Mundöffnung liegt (Fig. 140 m). An einer Stelle ist der Rand der letzteren etwas erhöht und hier beginnt die rechts gewundene Geisselspirale, welche in der Schlundhöhle 3—4 Windungen macht. Dieselbe besteht aus einer einfachen Reihe von colossalen Geisselzellen, deren Körper 2—3 mal so gross als derjenige der gastraln Geisselzellen ist, nämlich 0,02—0,03 Mm. lang und bis 0,01 Mm. dick. Das Protoplasma enthält dunkle, sehr feine Pigmentkörner, wodurch der Gang der Spirale sehr deutlich hervortritt. Auch die Form dieser Geisselzellen ist sehr eigenthümlich (Fig. 139 f). Auf dem eigentlichen glockenförmigen Zellenleibe erhebt sich ein 3—4mal so langer, schlanker Hals von cylindrischer Form, blos aus hyalinem Exoplasma gebildet. Auf dem freien Ende des biegsamen Halses sitzt ein glockenförmiger Kragen, ein tieferer oder flacherer Trichter, aus dessen Grunde sich die sehr lange und starke Geissel erhebt. Durch die Schwingungen dieser mächtigen Geisseln wird ein kräftiger Strudel im Wasser erzeugt, der Nahrung in die Magenhöhle einführt. Wenn man fein zerriebenes Carmin oder Indigo dem Wasser zusetzt, über-

zeugt man sich, mit welcher Gewalt der spirale Strudel durch die Mundöffnung eindringt.

Die gastraln Geisselzellen, welche unmittelbar unter der adoralen Flimmerspirale sitzen, sind ebenfalls pigmentirt, wodurch der Gang der Spicula sehr auffällig vortritt. Die unteren Zellen der letzteren (in der dritten oder vierten Windung) werden allmählich kleiner und gehen ohne scharfe Grenze in die gewöhnlichen Geisselzellen über.

Das Epithelium der Bruthöhle oder der aboralen Sexual-Kammer (b) ist von demjenigen der Magenhöhle nicht wesentlich verschieden (Fig. 146). Jedoch fehlen die grossen, nicht flimmernden Drüsenzellen, und zwischen den Geisselzellen liegen überall Eizellen auf verschiedenen Stufen der Ausbildung zerstreut. Die reifen Eizellen (Fig. 146o) sind nackte, kugelige oder sphäroidale Zellen von 0,04–0,05 Mm. Durchmesser. Dieselben gleichen vollkommen den amoeboiden Eizellen des *Hali-physema* und der Kalkschwämme und sind gleich den letzteren im Stande, amoebenartige Bewegungen auszuführen. Das Protoplasma besteht aus einer dicken hyalinen Rindenschicht (Exoplasma) und einer trübkörnigen Dottermasse oder Marksubstanz (Endoplasma). Das Exoplasma junger Eizellen streckt langsam sich bewegend fingerförmige Fortsätze von veränderlicher Gestalt und Grösse aus (Fig. 143). Der Kern der reifen Eizelle ist ein helles kugeliges Keimbläschen von 0,015–0,02 Mm. Durchmesser (Fig. 143). In demselben tritt der grosse Nucleolus als ein dunkler, stark glänzender Keimfleck von 0,001 Mm. deutlich hervor, und in diesem ist ein feiner Keimpunkt sichtbar.

Spermazellen habe ich nur an einem einzigen Exemplar von *Gastrophysema dithalamium* beobachtet, und zwar an einer Person, welche gleichzeitig reife Eier besass. Als ich dasselbe zerzupfte, zeigten sich zwischen den Eiern einzelne Haufen von feinen, lebhaft beweglichen Samenfäden (Fig. 142). Dieselben besassen einen äusserst feinen Geisselfaden („Schwanz“) von 0,04 Mm. Länge, der erst bei sehr starker Vergrösserung (über 800) sichtbar wurde. Der Kopf dieser feinen Geisselzellen war spindelförmig, 0,0012 Mm. lang. Ob diese Zoospermien in die betreffende weibliche Person eingedrungen waren und von einer anderen Person herrührten, oder ob sie im Körper der ersteren selbst gebildet waren, vermochte ich nicht zu ermitteln. Alle Versuche, jüngere Entwicklungszustände derselben aufzufinden, oder ihren Ursprung in einem der beiden Keimblätter nachzu-

weisen, waren vergeblich. Möglicherweise entstehen die Zoospermien im Exoderm. Die Eizellen sind offenbar umgewandelte Epithelzellen des Entoderms.

Die meisten Personen von *Gastrophysema dithalamium*, welche ich in Smyrna zu beobachten Gelegenheit hatte, enthielten reife oder befruchtete Eier auf verschiedenen Stufen der Entwicklung, bis zur vollständigen Ausbildung der Gastrula (Fig. 111—120). Die aborale Kammer war in einigen von diesen trächtigen Personen dicht angefüllt mit gefurchten Eiern und Blastula-Keimen, während andere nur einzelne Gastrulae enthielten (Fig. 140, 141). Es gelang mir, eine vollständige Reihe der Keimformen herzustellen, von dem befruchteten Ei bis zur Gastrula. Das Ei enthält keinen Nahrungsdotter und die Form der Eifurchung ist die primordiale. Ich habe dieselbe in dem Abschnitt, welcher „die vier Hauptformen der Eifurchung und Gastrulabildung“ behandelt, bereits ausführlich beschrieben. (Vergl. oben S. 79—83.)

Das befruchtete Ei (Fig. 111) erschien als eine homogene, trübe Protoplasma-Kugel von 0,05 Mm. Durchmesser, in welcher zahlreiche sehr feine Fettkörnchen gleichmässig vertheilt waren. In dieser *Archimonerula* war weder von einem Kern, noch von den eingedrungenen Zoospermien irgend eine Spur mehr zu erkennen. Das „Keimbläschen“ schien völlig verschwunden zu sein. Immerhin ist es möglich, dass ich einen noch vorhandenen Rest desselben, vielleicht den Keimfleck, übersehen habe, zumal ich meine Aufmerksamkeit damals nicht speciell auf diesen Punkt richtete.

Im nächstfolgenden Stadium zeigt sich in der Dotterkugel wieder ein neu gebildeter Kern (Fig. 112). Derselbe ist kugelig, ziemlich hell, hat 0,016 Mm. Durchmesser und schliesst ein grosses Kernkörperchen von 0,003 Mm. ein. An dieser *Archicytula* liess sich deutlich eine feine radiäre Streifung wahrnehmen, indem die dunkleren Körnchen strahlig gegen den im Mittelpunkt der Zelle gelegenen Kern gerichtet waren.

Die Eifurchung selbst verläuft durchaus regelmässig, nach dem Typus der ursprünglichen oder primordialen Theilung. Durch fortgesetzten regelmässigen Zerfall jeder Furchungszelle in zwei Hälften entstehen zuerst zwei, darauf 4, 8, 16, 32, 64 Furchungszellen (Fig. 113—115). Ich habe die Einzelheiten des Furchungsprocesses und namentlich das Verhalten der Kerne nicht näher untersucht. Das Resultat desselben ist die Bildung eines regu-

lären Maulbeerkeims, einen soliden kugeligen Archimorula, die aus 64 Zellen besteht (Fig. 115).

Indem sich im Innern der Archimorula Flüssigkeit ansammelt und sämtliche Zellen an die Peripherie treten, entsteht eine Hohlkugel von 0,08 Mm. Durchmesser, deren Wand aus einer einzigen Schicht von gleichartigen Zellen besteht, die Archiblastula (Fig. 116, 117). Die „Blastoderm-Zellen“ welche diese zusammensetzen, erscheinen durch gegenseitigen Druck regelmässig abgeplattet, meist sechsseitig-prismatisch (Fig. 116). Jede dieser Zellen streckt einen geisselförmigen schwingenden Fortsatz aus (Fig. 117). Das Blastoderm gestaltet sich so zu einem Geissel-Epithel, und durch die Vibrationen desselben bewegt sich die Blastula langsam rotirend in der Gastralhöhle umher.

Nun erfolgt die typische Einstülpung oder Invagination der Blastula, durch welche sich letztere zur Gastrula, und zwar zur Archigastrula gestaltet. Indem an einer Stelle das Blastoderm grubenförmig eingestülpt wird (Fig. 118) und indem der innere eingestülpte Theil desselben sich dem äusseren nicht eingestülpten Theil bis zur Berührung nähert, verschwindet die Furchungshöhle (*Blastocoeloma*, Fig. 117). An ihre Stelle tritt die fertige Urdarmhöhle (Fig. 120). Die Einstülpungsöffnung wird zum Urmund. Die Gastrula von *Gastrophysema* ist eiförmig, 0,08—0,1 Mm. lang, 0,06—0,07 Mm. dick. Die Exoderm-Zellen der Gastrula sind cylindrische Geisselzellen von 0,018 Mm. Länge und 0,006 Mm. Dicke, mit ovalem Kern und einem dicken hyalinen Saum, durch dessen Mitte die Geissel durchtritt (Fig. 150e). Die Entoderm-Zellen der Gastrula sind rundliche polyedrische oder fast kugelige Zellen von 0,01 Mm. Durchmesser, mit einem kugeligen Kern von 0,003 Mm. Ihr Protoplasma ist viel dunkler und grobkörniger als dasjenige der Exoderm-Zellen und enthält zahlreiche fettglänzende Körner (Fig. 150i).

Die weitere Entwicklung von *Gastrophysema dithalamium* konnte ich leider nicht verfolgen. Wahrscheinlich wird dieselbe folgenden Gang einschlagen: die Gastrula verlässt die Magenöhle der Mutter durch die Mundöffnung, schwärmt eine Zeitlang im Meere umher und setzt sich dann mit dem aboralen Pole fest. Die Exoderm-Zellen verlieren ihre Geisseln, verschmelzen mit einander zum Syncytium und nehmen aus dem benachbarten Meeresschlamm die fremden Körper auf, aus denen sie das Skelet zusammensetzen. Die rundlichen Entoderm-Zellen verwandeln sich in cylindrische Geisselzellen. Das jugendliche *Gastrophysema* wird

in diesem Stadium einem Haliphysema gleichen. Später erst wird sich die mittlere Einschnürung bilden, durch welche die Urdarmhöhle in zwei verschiedene Kammern zerfällt. In der oralen Magenkammer wird sich die starke Geisselspirale ausbilden, sowie die einzelligen Drüsen. In der aboralen Brutkammer werden sich einzelne Zellen zu Eizellen, andere zu Spermazellen umbilden.

Ueber die Lebenserscheinungen von *Gastrophysema dithalamium* wird weiter unten (im folgenden Abschnitt) berichtet werden.

Fundort: Mittelmeer, Smyrna. HAECKEL.

2. *Gastrophysema scopula*, H.

(*Squamulina scopula*, CARTER; Annals and Mag. of nat. hist. 1870, Vol. V, p. 309, Pl. IV.)

Diagnose: Körper der Person im Ganzen länglich keulenförmig, durch vier quere Einschnürungen in fünf verschiedene Kammern getheilt. Die erste Kammer eine planconvexe Fuss-scheibe („pedestal“), die zweite Kammer eine schlanke cylindrische oder umgekehrt konische Säule („column“), die dritte Kammer fast kugelig, eng („body“), die vierte Kammer erweitert, fast cylindrisch („neck“), die fünfte Kammer 2—3 mal so gross als die vorhergehenden, eiförmig oder länglichrund („head“). Am oberen Ende der fünften Kammer eine einfache kreisrunde Mundöffnung. Alle fünf Kammern sind hohl, mit einander communicirend. Die Höhle der ersten Kammer (der Fusscheibe) durch mehrere unvollständige Scheidewände mehrfach ausgebuchtet. Die fremden Körper, welche das Exoderm incrustiren, bestehen zum grössten Theile aus Sandkörnern und kleinen Fragmenten von Schwammnadeln; in der fünften, letzten und grössten Kammer dagegen aus längeren Spicula von verschiedenen Spongien-Arten. Diese sind allseitig abstehend, mit den Spitzen oralwärts gerichtet.

Specielle Beschreibung: Vergl. CARTER, l. c., p. 309 bis 320; sowie oben, p. 176—178.

Fundort: Britische Küste: Beach at Budleigh-Salterton, Devonshire; Laminarien-Zone. CARTER.

16. Organisation und Lebenserscheinungen der Physemarien.

Aus der vorstehenden Beschreibung der beiden Genera *Haliphysema* und *Gastrophysema*, und namentlich der beiden von mir lebend beobachteten Arten, ergibt sich mit voller Klarheit, dass wir es hier mit Angehörigen einer eigenthümlichen Thiergruppe zu thun haben, die weder zu den echten Spongien gerechnet werden kann, wie BOWERBANK will, noch zu den Rhizopoden, wie CARTER behauptet. Immerhin stehen sie den ersteren weit näher als den letzteren, zu denen sie gar keine directen Beziehungen besitzen.

Die allgemeine Charakteristik der Physemarien-Gruppe, auf die vorstehenden Beobachtungen gestützt, würde folgendermassen lauten:

Der Körper des entwickelten Thieres bildet eine einfache schlauchförmige Person, deren eines (aborales) Ende am Meeresboden auf verschiedenen Gegenständen festgewachsen ist, während am anderen Ende sich die Mundöffnung befindet. Die Grundform der Person ist einaxig. Bisweilen treibt sie durch laterale Knospung Sprossen und bildet so kleine Stöckchen. Die innere Darmhöhle ist entweder einfach (*Haliphysema*) oder durch quere ringförmige Einschnürungen in zwei oder mehrere zusammenhängende Kammern getheilt (*Gastrophysema*). Die Wand des schlauchförmigen Körpers, die gleichzeitig Leibeswand und Darmwand ist, besteht aus zwei verschiedenen Schichten. Die innere Schicht, das Darmblatt oder Entoderma, bildet ein einfaches Geissel-Epithel, das nach dem Munde hin in ein Geissel-Peristom, eine Spirale von stärkeren Geisselzellen übergeht. Die äussere Schicht, das Darmblatt oder Exoderma, besteht aus verschmolzenen Zellen, welche ein Syncytium zusammensetzen; durch Aufnahme fremder Körper, insbesondere Sandkörnchen und Schwammnadeln, gestaltet sich dasselbe zu einem festen Hautskelet. Die Fortpflanzung geschieht durch befruchtete Eier. Die amoeboiden nackten Eizellen (und die stecknadelförmigen Spermazellen?) entwickeln sich aus einzelnen Geisselzellen des Entoderms. Wenn der Schlauch durch Einschnürungen in Kammern getheilt ist (*Gastrophysema*), tritt Arbeitstheilung derselben ein, indem die einen die Ernährung, die andern die Fortpflanzung vermitteln.

Wenn wir die wichtigsten Eigenschaften der Organisation, in welchen alle bisher beobachteten Physemarien übereinstimmen, ihrer morphologischen Bedeutung entsprechend würdigen wollen, so würden folgende Punkte besonders hervorzuheben sein. Die Individualität der Physemarien ist die einfache, einaxige oder monaxonie Person, ohne Antimeren, wie ich sie in der Monographie der Kalkschwämme definirt habe (Bd. I, S. 101). Im engeren Sinne ist diese Person ungegliedert, ohne Metameren. Im weiteren Sinne könnte man die Kammerbildung von *Gastrophysema* als Metamerenbildung betrachten; dadurch unterscheidet sich dieses gegliederte Genus wesentlich von dem ganz einfachen und ungegliederten *Haliphysema*. Doch hat die Metamerenbildung bei ersterem eine andere Bedeutung, als bei anderen gegliederten Thieren. Die Grundform der Person ist die ungleichpolige Einaxige (*Monaxonia diplopola*), dieselbe, welche auch bei den meisten Personen der Spongien sich findet. (Monogr. der Kalkschwämme, Bd. I, S. 129). Stockbildung ist bisher nur bei einer nicht näher untersuchten Art beobachtet, bei *Haliphysema ramulosum*, dessen Physemariennatur noch zweifelhaft ist.

Die Organologie von *Haliphysema* ist vor Allem interessant, weil hier der ganze Thierkörper in vollkommen entwickeltem Zustande eigentlich nur ein einziges Organ bildet, einen Urdarm mit Urmund; bei *Gastrophysema* hingegen sind bereits zwei verschiedene Organe differenzirt, indem die orale Kammer des Urdarms nur als digestive Magenhöhle, die aborale Kammer nur als sexuelle Bruthöhle fungirt. Die Darmwand aber, die zugleich Leibeswand ist, besteht in beiden Gattungen einzig und allein aus den beiden primären Keimblättern: Exoderma und Entoderma. In Betreff des letzteren kann gar kein Zweifel entstehen, da bei allen hier beschriebenen Arten (welche ich selbst untersuchen konnte) ein einfaches einschichtiges Epithelium die gesamte Gastralfläche auskleidet. Dagegen könnte in Betreff des skeletbildenden Exoderms ein Zweifel auftauchen, ob dasselbe nicht eigentlich als Mesoderm zu betrachten und vielleicht auf der äusseren Oberfläche mit einem einfachen Epithelium, einem Exoderm im engeren Sinne, bedeckt sei. Die genaueste Untersuchung der beiden Physemarien, welche ich lebend beobachtete, ergab aber in dieser Beziehung durchaus negative Resultate. Weder bei *Haliphysema primordiale*, noch bei *Gastrophysema dithalamium* war ich im Stande eine Spur eines äusseren Epitheliums nachzuweisen. Sowohl auf Schnitten durch den lebenden Organis-

mus, als auf Schnitten durch erhärtete Alkohol-Präparate, welche mit verdünnter Osmium-Säure und Carmin behandelt waren, zeigte das Exoderm in seiner ganzen Dicke wesentlich dieselbe Beschaffenheit, ein Syncytium mit eingestreuten Zellkernen, zwischen welche überall die fremden Körper des Pseudo-Skelets eingekittet waren. An der inneren, dem Entoderm zugekehrten Fläche lagen die Kerne des Syncytiums ziemlich regelmässig geordnet, während dieselben nach der äusseren Fläche hin mehr ungeordnet und zerstreut zwischen den dichtgedrängten Skelet-Theilen erschienen. Dasselbe Resultat ergab die Untersuchung der Spiritus-Exemplare von *Haliphysema echinoides* und *H. globigerina*, so dass ich alle diese Physemarien für echte zweiblättrige Thiere halten muss, für Zoophyten, deren Körper zeitlebens blos aus Darmblatt und Hautblatt besteht.

Eine organologische Vergleichung der beiden Genera *Haliphysema* und *Gastrophysema* lässt das erstere in jeder Beziehung als das primitivere, ältere und niedere erscheinen, aus welchem das letztere durch Arbeitstheilung der Organe und Gewebe hervorgegangen ist. Während bei ersterem die Eizellen regellos und vereinzelt zwischen den Geisselzellen des Entoderms zerstreut liegen, finden wir sie bei letzterem auf die aborale Bruthöhle beschränkt; die orale Magenhöhle ist hier durch die eigenthümlichen einzelligen Drüsen ausgezeichnet. Die Sonderung der verdauenden Magenhöhle und der eierbildenden Bruthöhle muss als eine erste Arbeitstheilung des Urdarms aufgefasst werden. Diese wird schon eingeleitet durch die Beschränkung der eibildenden Zellen auf die Columella im Grunde der Magenhöhle, welche wir bei *H. echinoides* und wahrscheinlich auch bei *H. globigerina* finden. Ferner zeigt sich die adorale Geisselspirale, welche bei *Haliphysema primordiale* kaum angedeutet ist, bei *Gastrophysema dithalamium* zu einem mächtigen, sehr eigenthümlichen Strudel-Apparat entwickelt. Da ich bei den Spiritus-Exemplaren der übrigen Arten, die ich untersuchte, nichts davon auffinden konnte, bleibt noch weiterhin zu ermitteln, wie weit diese adorale Geisselspirale überhaupt in der Physemarien-Gruppe verbreitet und ob sie als allgemeiner Charakter derselben zu betrachten ist.

Die Histologie der Physemarien, soweit ich dieselbe an *Haliphysema primordiale* und an *Gastrophysema dithalamium* genauer verfolgen konnte, ergibt eine auffallende Uebereinstimmung mit den Spongien. Insbesondere ist der charakteristische Bau der Geisselzellen des Entoderms mit ihrem langen Halse und ihrem

trichterförmigen Geisselkragen ganz derselbe, wie ich ihn bei den Kalkschwämmen eingehend beschrieben habe (Monographie, Bd. I, S. 132—144). Ganz ebenso wie hier verhalten sich auch dort die nackten amoeboiden Eizellen. Auch das Exoderm der Physemarien scheint mir mit demjenigen der Psammospongien (*Dysidea*) wesentlich übereinzustimmen. Diejenigen Histologen, welche das Exoderm der letzteren als eine Bindegewebs-Formation auffassen, werden auch bei ersteren dazu berechtigt sein. Allein ich bekenne, dass ich mich auch jetzt noch zu dieser Auffassung nicht entschliessen kann. So wenig bei den Psammospongien, wie bei den Physemarien, war ich im Stande, trotz besonders genauen Suchens, eine Spur von einer oberflächlichen Epithelial-Bedeckung aufzufinden. Uebrigens erscheint ja auch der Tunicaten-Mantel als eine Gewebsformation, welche histographisch als Bindegewebe imponirt und doch nicht genetisch als Mesoderm aufzufassen ist.

Die Lebenserscheinungen der Physemarien erfordern noch eine viel genauere Untersuchung. Die wenigen und unvollkommenen Beobachtungen, welche ich darüber anstellen konnte, deuten darauf hin, dass ihre Physiologie im Grossen und Ganzen denselben Charakter trägt, wie diejenige der Spongien. Wie bei den letzteren, so ist auch bei den Physemarien die wichtigste physiologische Erscheinung die Wasserströmung, welche durch die Geisselzellen des Entoderms hervorgerufen wird. Auf diesem Wasserstrome, der ebenso wohl frisches, sauerstoffhaltiges Wasser, wie die in demselben enthaltenen Nahrungsbestandtheile dem Körper zuführt, beruht die Ernährung und der Stoffwechsel dieser kleinen Organismen. Während aber bei den porösen Spongien das Wasser allenthalben durch die Poren der äusseren Hautfläche in die inneren Höhlungen aufgenommen wird und durch das Osculum wieder austritt, dient bei den Physemarien, gleich wie bei den Hydroiden, die Mundöffnung ebenso wohl zur Aufnahme, wie zur Abgabe des Wasserstroms, und die adorale Geissel-Spirale erscheint in dieser Beziehung als eine sehr wichtige und charakteristische Einrichtung. Die physiologische Bedeutung derselben ist ganz gleich derjenigen, welche die bekannten Peristom-Spiralen der ciliaten Infusorien, Stentor, Vorticella u. s. w. besitzen. Ihre morphologische Bedeutung aber ist natürlich ganz verschieden. Denn die Wimperspirale der letzteren ist ein Theil eines einzelligen Organismus. Hingegen die Geissel-Spirale der Physemarien besteht aus einer Reihe von grossen und ausnehmend starken Geisselzellen. Mit welcher Kraft

dieselben einen trichterförmigen Wasserstrudel erzeugen, davon überzeugt man sich bei *Gastrophysema* leicht durch den Zusatz von fein pulverisirten Farbstoffen. Diese stürzen mit grosser Geschwindigkeit in die Mundöffnung auf einer Seite hinein, während gleichzeitig auf der anderen Seite derselben das Wasser mit gleicher Kraft wieder entfernt wird. Bei der Undurchsichtigkeit des Körpers war es mir nicht möglich, die Verhältnisse der Wasserströmung im Innern der Magenhöhle näher zu verfolgen; doch ist es sehr wahrscheinlich, dass ähnlich wie bei dem spiraligen Doppelstrudel einer Stromschnelle, eine absteigende und eine aufsteigende Spiralströmung unmittelbar neben einander in den peripherischen Theilen der Magenhöhle existiren, während in der Axe derselben verhältnissmässige Ruhe oder vielmehr eine axiale Rotation herrscht. Eine so mächtige und ausgezeichnete Geissel-Spirale von mehreren Windungen, wie bei *Gastrophysema dithalamium*, habe ich bei den übrigen Physemarien nicht gefunden und es ist möglich, dass hier die Anordnung der Geisselbewegung am Peristom genügt, um den ernährenden Wasserstrudel einzuführen. Bei *Haliphysema primordiale* scheint der letztere theils durch die bedeutendere Grösse und Stärke der adoralen Geisselzellen, theils durch ihre Anordnung in einer unvollkommenen flachen Spiralwindung bewirkt zu werden.

Einen ähnlichen spiralen Wasserstrudel, wie er durch die Geisselspirale in die Mundöffnung eingeführt wird, erzeugt im Kleinen jede einzelne Geisselzelle innerhalb des trichterförmigen Kragens, der sich vom Halse der Geisselzelle erhebt. Auch hierin gleichen die Physemarien ganz den Kalkschwämmen, und die merkwürdigen Bewegungs-Erscheinungen der Geisselzellen, die ich von den letzteren beschrieben habe (l. c., Bd. I, S. 373), finden sich ganz ebenso auch bei den ersteren wieder. Hier wie dort dringen feinste Körnchen von Carmin und Indigo, die dem Wasserstrom beigemischt sind, in kürzester Zeit in den Leib der Geisselzellen ein und sammeln sich rings um deren Kern an.

In der Magenhöhle der meisten von mir untersuchten Physemarien fanden sich Diatomeen, Polythalamien und verschiedene fremde Körper, welche als Bestandtheile des benachbarten Seegrund-Schlammes zu betrachten sind. In wie weit dieselben zur Ernährung dienten oder zufällig — vielleicht erst theilweise post mortem — in die Magenhöhle gelangt waren, liess sich nicht ermitteln.

Ebenso liess sich nichts über die Bedeutung des Secretes

ermitteln, welches die einzelligen Drüsen in der Magenöhle von *Gastrophysema dithalamium* liefern. Wahrscheinlich wird dasselbe die Ernährung in irgend einer Weise unterstützen, vielleicht ähnlich dem Secrete der Nesselzellen tödtlich auf die kleinen Organismen wirken, welche durch den Wasserstrudel in die Magenöhle eingeföhrt sind.

Die Fortpflanzung der Physemarien scheint in der Regel die geschlechtliche zu sein und durch nackte Eizellen zu geschehen, welche vermuthlich immer schon in der Magenöhle selbst befruchtet werden. Doch habe ich, wie oben bemerkt, nur ein einziges Mal Spermazellen angetroffen, und zwar beim Zergliedern einer Person von *Gastrophysema dithalamium*, welche gleichzeitig reife Eier in der Bruthöhle enthielt.

Bewegungs-Erscheinungen des ganzen Körpers habe ich nur bei *Gastrophysema dithalamium* beobachtet, und zwar erstens eine abwechselnde Verengerung und Erweiterung der Mundöffnung, und zweitens eine Zusammenziehung und Verkürzung des ganzen schlauchförmigen Körpers. Beide Bewegungen geschahen sehr langsam und waren nicht direct, sondern nur an den veränderten Dimensionen der betreffenden Körpertheile zu verschiedenen Zeiten wahrzunehmen. Der Durchmesser der Mundöffnung variirte bei einer und derselben Person zu verschiedenen Zeiten um das Doppelte. Im erweiterten Zustande erschien der verdünnte Rand der trichterförmigen Mundöffnung mehr flach ausgebreitet (Fig. 141). Die Contraction des ganzen Körpers der Person bewirkte eine Verkürzung desselben um ungefähr $\frac{1}{6}$ oder $\frac{1}{5}$, höchstens $\frac{1}{4}$ der Längsaxe. Ausserdem schien es mir, dass auch die abstehenden Spongien-Nadeln des Skelets an einer und derselben Person bald mehr allseitig abstanden, bald mehr oralwärts gerichtet waren. Alle diese Bewegungen, die noch genauer zu untersuchen sind, werden jedenfalls durch Contractionen des Exoderms bewirkt. Vielleicht kann dadurch auch ein zeitweiliger Verschluss der Mundöffnung, sowie ein Abschluss der beiden Kammern von *Gastrophysema dithalamium* herbeigeföhrt werden.

Ob Empfindungen die Personen der Physemarien in höherem Maasse beseelen, als dies bei den nächstverwandten Spongien der Fall ist, erscheint sehr zweifelhaft. Hier wie dort scheint das Empfindungs-Vermögen auf einer sehr niederen Stufe stehen zu bleiben. Mechanische und chemische Reizung der lebenden Personen vermochte nicht unmittelbar Bewegungen derselben hervorzurufen; vielmehr erschienen sie so unempfindlich, wie die

meisten Schwämme. Dagegen ist eine psychische Thätigkeit anderer Art in den Physemarien offenbar sehr ausgebildet. Diese äussert sich in der sorgfältigen Auswahl der Skeletbestandtheile. In ähnlicher Weise, wie die verschiedenen Species der Phryganiden-Larven und Röhrenwürmer ihre schützenden Röhren aus ganz verschiedenen zusammengelesenen Körpern aufbauen, einige aus Sandkörnern, andere aus Diatomeen-Schalen, noch andere aus kleinen Mollusken-Schalen, oder aus Pflanzen-Theilen u. s. w. — in ähnlicher Weise sehen wir auch die verschiedenen Arten unserer Physemarien ihr Pseudo-Skelet aus ganz verschiedenen fremden Körpern zusammenlesen. Ja sogar die verschiedenen Theile der Person, aboraler und oraler Körpertheil, werden mit verschiedenem Bau-Material ausgestattet. Bei *Haliphysema primordiale*, *H. Tumanowiczii*, *Gastrophysema dithalamium* und *G. scopula* wird die aborale Hälfte des Körpers zum grössten Theile mit kleinen Sandkörnern und Spicula-Fragmenten gepanzert, hingegen die orale Hälfte mit langen Spongien-Nadeln, die als defensive Waffen oralwärts gerichtet abstehen. Bei *Haliphysema echinoides* und *H. ramulosum* sind es fast ausschliesslich die Spicula und Lithasterisken verschiedenen Spongien, sowie die Fragmente solcher Spicula, die das ganze Skelet zusammensetzen. Bei *Haliphysema globigerina* endlich sind es nur gewisse Bestandtheile des Tiefseeschlammes, aus denen der ganze Panzer zusammengeklebt wird. Der Stiel dieser Art besteht grösstentheils aus einem dichten Mörtel von Coccolithen; die Wand der Magenöhle hingegen fast ausschliesslich aus kalkigen und kieseligen Rhizopoden-Schalen, Polythalamien und Radiolarien, ganz vorwiegend Globigerinen.

Schon BOWERBANK, der uns vor 12 Jahren die ersten Beobachtungen über Physemarien gab, machte mit Recht darauf aufmerksam, mit welcher Sorgfalt die Skelettheile ausgelesen und angeordnet sind, so dass er dieselben geradezu für Producte des Thieres selbst hielt. Später hob CARTER richtig hervor, dass nicht allein die Auswahl der Skelettheile hinsichtlich ihrer physikalischen Beschaffenheit und Form, sondern auch hinsichtlich ihrer Grösse eine höchst sorgfältige sei. Ich kann die Angaben der beiden britischen Beobachter in dieser Beziehung nur bestätigen. Obwohl natürlich die Anpassung an die Bedingungen des Wohnortes zunächst die Wahl des Skelet-Materials bedingt, so erfolgt doch die Zusammensetzung des letzteren offenbar mit einer sorgfältigen Auswahl unter den vorhandenen Bestandtheilen.

17. Phylogenetische Bedeutung der Physemarien.

Der morphologische Charakter und die damit verknüpfte phylogenetische Bedeutung der Physemarien liegt offenbar vorzugsweise darin, dass diese kleinen Thierchen in vollkommen entwickeltem und geschlechtsreifem Zustande sich weniger von der *Gastrula*, der gemeinsamen Keimform aller Metazoen, entfernen, als es bei allen anderen bisher bekannten Thieren der Fall ist. Nach dem biogenetischen Grundgesetze ergibt sich daraus unmittelbar der Schluss, dass sie auch der gemeinsamen Stammform aller Metazoen, der hypothetischen *Gastraea*, näher stehen, als alle anderen bekannten Metazoen. Diese Beziehung halte ich für so innig, dass ich nicht anstehe, die Physemarien geradezu mit der hypothetischen *Gastraea* in einer Klasse zu vereinigen und als lebende, wenig veränderte Epigonen jener längst ausgestorbenen uralten Stammform zu erklären, als „*Gastraeiden* der Gegenwart“.

Die hypothetische Klasse der *Gastraeiden* hatte ich früher (1872) für das Genus *Gastraea* selbst und für diejenigen ältesten und einfachsten Metazoen-Formen gegründet, welche als nächstverwandte und wenig veränderte Descendenten jener *Gastraea* zu betrachten seien. Unsere Physemarien entsprechen diesem Begriffe vollständig. Denn auch bei den Physemarien, wie bei der hypothetischen *Gastraea* selbst, besteht der Körper zeitlebens einzig und allein aus den beiden primären Keimblättern, welche sich noch nicht in secundäre Keimblätter gespalten haben.

Die wesentlichsten Unterschiede, welche unsere Physemarien gegenüber der *Gastraea* darbieten, bestehen erstens darin, dass die ersteren festsitzend sind, während die letzteren freischwimmend gedacht werden müssen; und zweitens darin, dass die ursprüngliche *Gastraea* sicher nicht das eigenthümliche Skelet von fremden Körpern besass, welches die Physemarien auszeichnet. Letztere werden daher im System der *Gastraeiden*-Klasse eine besondere Familie oder Ordnung zu bilden haben, welche der Familie oder Ordnung der ursprünglichen, frei schwimmenden (theils skeletlosen, theils schalenbildenden) *Gastraeiden* gegenüber steht. Diese letzteren wollen wir im Folgenden kurz als *Gastremarien* bezeichnen (*Gastraea* ganz nackt, *Gastrema* mit Schale).

Schon früher, als ich „die phylogenetische Bedeutung der fünf ersten ontogenetischen Entwicklungsstufen“ des Thierkörpers erörterte (im 12. Abschnitt), habe ich zu zeigen gesucht, dass wir aus der bedeutungsvollen ursprünglichen Keimform der *Archigastrula* nach dem biogenetischen Grundgesetze unmittelbar auf die einstmalige Beschaffenheit der unbekannten ausgestorbenen *Gastraea*-Stammform schliessen können. „Diese ältesten *Gastrae*aden werden der heutigen *Archigastrula* im Wesentlichen ganz gleich gebildet und wahrscheinlich nur darin wesentlich verschieden gewesen sein, dass sie bereits sexuelle Differenzirung besaßen. Vermuthlich werden sich bei ihnen einzelne Zellen des Entoderms zu Eizellen, einzelne Zellen des Exoderms zu Spermazellen umgebildet haben, wie es auch bei den niedersten Zoophyten (Spongien, Hydroiden) noch heute der Fall ist. Gleich den frei im Meere schwimmenden Formen der *Archigastrula* werden auch jene *Gastrae*aden sich mittelst Flimmerhaaren, Geisseln oder Wimpern bewegt haben, welche als Fortsätze der Exoderm-Zellen sich entwickelten.“ Die Berechtigung dieser phylogenetischen Hypothese liegt für Jeden, der das biogenetische Grundgesetz überhaupt anerkennt, wohl klar vor Augen. Denn wenn irgend eine Thatsache in der vergleichenden Ontogenie der Metazoen eine weitreichende phylogenetische Bedeutung besitzt, so ist es sicher die feststehende Thatsache, dass bei Thieren der verschiedensten Stämme und Klassen (und zwar gerade bei den niedersten und ältesten Formen!) der Körper der Person sich aus derselben einfachen Keimform der *Archigastrula* entwickelt. Alle die mannigfaltigen Keimformen, die in den verschiedenen Thierklassen als Modificationen der *Amphigastrula*, *Discogastrula* und *Perigastrula* auftreten, konnten wir als secundaere, cenogenetische Keimformen erklären, welche durch verschiedene embryonale Anpassungen aus jener primaeren, palingenetischen Keimform der *Archigastrula* im Laufe der Zeit entstanden waren. Diese primordiale *Archigastrula* aber zeigte uns überall denselben einfachen Bau: Ein einaxiger Schlauch, dessen Höhle („Urdarmhöhle“) sich an einem Ende der Axe durch eine Mündung öffnet („Urmund“), und dessen Wand einzig und allein aus den beiden primaeren Keimblättern besteht: Hautblatt und Darmblatt. Dieselbe Organisation würden auch die *Gastremarien* besessen haben, die *Gastraea* und ihre nächsten Descendenten. Nur darin werden dieselben höchst wahrscheinlich von der heutigen Keimform der *Archigastrula* verschieden gewesen sein, dass sie geschlechtsreif wurden.

Einzelne Zellen ihrer primaeren Keimblätter werden sich zu Eizellen, andere zu Spermazellen entwickelt haben; und aus den befruchteten Eiern wird durch primordiale Eifurchung eine Archiblastula, aus dieser durch Invagination eine Archigastrula entstanden sein. Durch Bildung von Geschlechts-Zellen wurde diese wieder zur Gastraea.

Wenn somit die freischwimmenden Gastremarien in dieser Form die directe Hauptlinie an der Wurzel des Metazoen-Stammbaums bilden, so dürfen wir die Physemarien als eine untergeordnete Nebenlinie betrachten, welche aus der ersteren durch Anpassung an festsitzende Lebensweise hervorgegangen ist. Die Archigastrula gibt die freischwimmende ursprüngliche Lebensweise auf und setzt sich mit dem aboralen Körperpole fest. Um der festsitzenden schlauchförmigen Person reichlichere Nahrung zuzuführen, entwickeln sich die Geisselzellen des Entoderms in der Umgebung der Mundöffnung zu stärkeren, kräftigeren Strudel-Organen und bilden so die eigenthümliche adorale Geisselspirale. Hingegen geben die Geisselzellen des Exoderms ihre locomotorische, nunmehr überflüssig gewordene Geisselbewegung auf und verschmelzen miteinander zur Bildung eines Syncytiums, welches durch Aufnahme fremder Körper sich zu einem stützenden und schützenden Hautskelet entwickelt.

Die hohe phylogenetische Bedeutung, welche demgemäss unsere Physemarien als die nächsten Verwandten der Gastraea besitzen, wird auch einen entsprechenden Ausdruck durch ihre Stellung im „Natürlichen System“ des Thierreichs finden müssen. Unzweifelhaft finden sie ihren natürlichen Platz nur im Stamme der Pflanzenthier oder Zoophyten; und innerhalb dieses Stammes repräsentiren sie die tiefste und älteste Bildungsstufe. Dadurch treten sie aber in die engste Berührung und in die nächsten Verwandtschaftsbeziehungen zu denjenigen Zoophyten oder Coelenteraten, welche wir bisher als die einfachsten und niedersten Formen dieses Stammes zu betrachten gewohnt waren. Einerseits treten uns da die einfachsten Spongien, anderseits die niedersten Hydroiden entgegen.

Unter den Spongien müssen wir vor allen anderen die Asconen in Betracht ziehen, jene einfachsten Formen der Calci-spongien, die bisher überhaupt den primitivsten Typus der Spongien-Klasse darstellen. Unter den Asconen aber muss wieder der ganz

einfache *Olynthus* als der wahre Prototypus gelten, wie ich in meiner Monographie der Kalkschwämme hinreichend dargethan zu haben glaube.¹⁾ In der That ist eine echte Spongie von einfacherer Organisation als der *Olynthus* nicht denkbar, — abgesehen von dem unwesentlichen Umstand, dass derselbe in seinem Exoderm ein Skelet von Kalknadeln bildet, während die hypothetische Stammform der Schwämme — unsere *Archispongia*²⁾ — als skeletlos anzunehmen ist. Letztere würde sich zu den skeletlosen Schleimschwämmen oder Myxospongien (*Halisarca*) ganz ebenso verhalten, wie *Olynthus* zu den Leuconen. Wenn wir durch Behandlung mit Säuren die Kalknadeln des *Olynthus* auflösen, so bleibt die hypothetische *Archispongia* übrig: ein einfacher, schlauchförmiger, einaxiger Körper, der am aboralen Pole der Axe festgewachsen ist, und dessen einfache Darmhöhle sich am entgegengesetzten oralen Pole durch eine einfache Mündung öffnet; die Wand des Schlauches besteht aus den beiden primären Keimblättern: einem flimmernden Entoderm und einem flimmerlosen Exoderm; überall ist die Wand von vergänglichen Porencanälen durchbrochen, durch welche ernährende Wasserströme in die Darmhöhle eintreten, um dann durch die Mundöffnung auszutreten.

Vergleichen wir mit dieser einfachsten Spongienform unser *Haliphysema*, so bleibt nur ein einziger wesentlicher Unterschied zwischen beiden übrig: die Anwesenheit der Hautporen bei ersterer, ihre Abwesenheit bei letzterem. Nun sind freilich die Poren des Spongien-Körpers vergängliche Canäle, und wenn dieselben zeitweise geschlossen sind, so besteht eigentlich (— vom Skelet abgesehen —) gar keine weitere Differenz in der Organisation von *Archispongia* (oder *Olynthus*) und *Haliphysema*³⁾. Anderseits aber ist der Besitz der Poren für den Begriff des „Poriferen“-Körpers so wesentlich und diese Porencanäle bilden so sehr gerade den eigenthümlichsten Charakter der Spongien — besitzen

¹⁾ Ueber *Olynthus*, die „Stammform der Kalkschwämme“, vergl. Bd. I, S. 76; Taf. 1, Fig. 1; Taf. 11, Fig. 6–9; Taf. 13, Fig. 1.

²⁾ Ueber *Archispongia*, die hypothetische Stammform der Spongien, vergl. meine Monogr. der Kalkschwämme, Bd. I, S. 454, 465; Taf. 11, Fig. 6–9.

³⁾ Vergl. die Abbildung, welche ich l. c., Taf. 11, Fig. 6 von dem entkalkten *Olynthus fragilis* mit geschlossenen Poren gegeben habe. Dasselbe Bild gibt ein *Haliphysema*, aus welchem die fremden Körper des Skelets entfernt sind.

eine so hohe morphologische und physiologische Bedeutung für deren Organisation, — dass wir logischer Weise die Physemarien nicht in die Klasse der echten Poriferen aufnehmen können.

Allerdings glaubte ich anfänglich lange Zeit, dass *Haliphysema* nur ein einfacher Sandschwamm, eine *Psammospongie* mit zufällig geschlossenen Poren sei, und dass sie sich zu der gewöhnlichen Form dieser Gruppe (*Dysidea*) gerade ebenso verhalte, wie *Olynthus* zu den Leuconen (*Dyssycus*), oder *Archispongia* zu *Halisarca*. Nachdem ich jedoch später die Peristom-Spirale bei *Haliphysema* entdeckt hatte und mit der Organisation von *Gastrophysema* genauer bekannt geworden war, kam ich allmählich zu der Ueberzeugung, dass beide Physemarien wegen des absoluten Poren mangels und wegen der eigenthümlichen Peristom-Spirale von den echten Poriferen ganz zu trennen seien.

Immerhin bleibt die bedeutungsvolle Uebereinstimmung merkwürdig, welche zwischen jenen einfachsten Poriferen und unseren Physemarien nicht allein bezüglich der Gesamtbildung, sondern auch im Detail der Organisation besteht. In beiden Fällen verhalten sich die primaeren Keimblätter nicht allein in organologischer, sondern auch in histologischer Beziehung höchst ähnlich. In beiden Gruppen bildet das Entoderma ein einfaches Geissel-Epithel, und der charakteristische Bau der Geisselzellen mit ihrem schlanken Hals und ihrem trichterförmigen Kragen ist bei *Haliphysema* und bei *Gastrophysema* ganz ebenso, wie ich ihn früher bei den Kalkschwämmen beschrieben habe. Auch sind dort ebenso wie hier sämtliche Zellen des Exoderms zu einem Syncytium verschmolzen; und wie dieses bei den Calcispongien ein Skelet aus Kalknadeln bildet, so nimmt es bei den Physemarien eine Masse von fremden Körpern auf und verarbeitet diese zu einem Pseudo-Skelet, gleich *Dysidea*.

Fast ebenso innig und ebenso bedeutungsvoll, als die Verwandtschafts-Beziehungen der Physemarien zu den Poriferen, gestalten sich anderseits diejenigen zu den Hydroiden. Auch hier sind es die niedersten und einfachsten Vertreter der Hydro-medusen-Klasse, welche den unmittelbaren Anschluss vermitteln. Als bekannteste Form tritt uns hier der Prototyp der Klasse, *Hydra* entgegen, und sodann diejenigen Hydroiden, welche sich von der einfachen, typischen *Hydra*-Organisation am Wenigsten entfernen. Allerdings würde eine noch grössere Aehnlichkeit als die armtragende *Hydra*, die armlose *Protohydra* von GREEFF dar-

bieten.¹⁾ Allein wir sind genöthigt, diese angebliche „Stammform der Coelenteraten“ so lange für eine jugendliche Entwicklungsform, für eine Larve oder Amme einer anderen Hydro-medusen-Form zu halten, als weder Geschlechts-Organe bei derselben nachgewiesen, noch ihre Entwicklung vollständig bekannt ist. Wenn GREEFF annimmt, dass die von ihm beobachtete „Quertheilung“ seiner Protohydra der einzige Fortpflanzungs-Modus derselben sei, so ist diese Annahme sicher nicht berechtigt; denn auch vorausgesetzt die Richtigkeit seiner Beobachtung und seiner Deutung, kennen wir bis jetzt keine einzige Art des Zoophyten- oder Coelenteraten-Stammes, die sich ausschliesslich auf ungeschlechtlichem Wege fortpflanzte.²⁾ Vielmehr ist hier die sexuelle Differenzirung ganz allgemein vorhanden, und wenn wir sehen, dass die niedersten Schwämme und die niedersten Acalephen in derselben einfachsten Form ihre Geschlechtsproducte bilden, wie unsere Physemarien, so liegt darin gerade ein besonderer Hinweis auf deren Bedeutung. In allen Fällen sind es einzelne Zellen der primaeren Keimblätter, entweder des Entoderms oder des Exoderms, welche sich zu Sexual-Zellen umbilden; und wir halten es sogar für wahrscheinlich, dass auch bei unseren Physemarien das Verhältniss dasselbe ist, welches E. VAN BENEDEN und G. v. KOCH bei verschiedenen Hydroiden beobachtet haben; dass sich auch hier die männlichen Spermazellen aus dem Exoderm, die weiblichen Eizellen aus dem Entoderm hervorbilden.

Bei der Vergleichung der Physemarien mit Hydra und den einfachsten Hydroidpolypen können wir von den Tentakeln der letzteren zunächst absehen. Denn wenn wir die problematische *Protohydra* auch ganz aus dem Spiele lassen, so sind doch aus anderen Gründen die physiologisch so wichtigen Tentakeln der Hydroiden als Organe von untergeordneter morphologischer Bedeutung anzusehen. Sie fehlen vielen Personen der Siphonophoren-Stöcke und entwickeln sich bei den jungen Thieren meistens erst, nachdem der wichtigste Theil des Körpers, der Magenschlauch

¹⁾ R. GREEFF, *Protohyrap Leuckartii*, eine marine Stammform der Coelenteraten. Zeitschr. für wissensch. Zool. 1870, Bd. XX, S. 37, Taf. IV, V.

²⁾ Die Gründe, weshalb *Protohydra* vorläufig nicht als „Stammform der Coelenteraten“ betrachtet werden kann, habe ich in der Monographie der Kalkschwämme entwickelt (Bd. I, S. 459, Anm.). Wenn bewiesen würde, dass *Protohydra* in dem von GREEFF beobachteten Zustande geschlechtsreif würde und sich durch Eier fortpflanzte, so würde GREEFF'S Annahme gerechtfertigt sein.

mit Mundöffnung, bereits gebildet ist. Wenn wir also den Besitz der Tentakeln als nicht wesentlich betrachten, so bleibt zwischen den Hydroiden und den Physemarien wiederum nur ein einziger wesentlicher Unterschied übrig, der Besitz der Nesselkapseln bei den ersteren, ihr Mangel bei den letzteren. Die Nessel-Organe sind es, welche die porenlosen Acalephen vor den porenführenden Schwämmen am meisten auszeichnen. Da alle Zoophyten, die wir in der Hauptklasse der Acalephen zusammenfassen: alle Hydromedusen, Ctenophoren, Korallen constant Nesselzellen besitzen, und da diese ebenso constant allen Spongien fehlen, so haben wir bei der Gegenüberstellung dieser beiden Hauptgruppen von Zoophyten darauf das grösste Gewicht gelegt.¹⁾ Die Physemarien verhalten sich in dieser Beziehung gleich den Poriferen. Dagegen stimmen sie wiederum in dem Porenmangel mit den Hydroiden überein. Mit diesen theilen sie auch den Mechanismus der Ernährung und unterscheiden sich dadurch wesentlich von den Poriferen. Der mit Nährstoffen beladene Wasserstrom tritt durch die Mundöffnung ein, während er bei den Poriferen durch die Hautporen eintritt und der Mund nur als After oder „Kloaken-Oeffnung“ fungirt. Das einfache Geissel-Epithel des Entoderms, welches die Physemarien mit den Poriferen theilen, besitzen in ganz ähnlicher Form auch viele Hydroiden. Dagegen sind freilich die Physemarien in Beziehung auf die histologische Differenzirung des Exoderms sehr verschieden von den Hydroiden und stimmen vielmehr mit den Spongien überein.

Aus dieser Vergleichung ergiebt sich, das die Physemarien zwischen den einfachsten Formen der Poriferen einerseits und den einfachsten Formen der Hydroiden anderseits in der Mitte stehen und dass sie weder mit jenen noch mit diesen im Systeme vereinigt werden können, ohne die bestehenden festen Grenzen jener beiden Klassen zu durchbrechen. Es bleibt daher Nichts übrig, als eine besondere Klasse für dieselben zu gründen, und diese Klasse kann keine andere sein, als diejenige der *Gastraeiden*, die wir als eine hypothetische Gruppe auf Grund der *Gastraea*-Theorie schon seit Jahren angenommen haben. Innerhalb dieser Klasse werden als zwei verschiedene Ordnungen oder Familien zu unterscheiden sein: 1) die freischwimmenden und vielleicht schon ausgestorbenen *Gastremarien* (*Gastraea*,

¹⁾ „Die Spongien und die Acalephen“. Monogr. der Kalkschwämme, Bd. I, S. 458—460.

*Gastrema*¹⁾ — wesentlich gleich einer geschlechtsreifen *Archigastrula* — und 2) die festsitzenden und skeletbackenden *Physemarien* (*Haliphysema*, *Gastrophysema*).

Wenn man die nessellosen Spongien und die nesselnden Acalephen als zwei Hauptklassen der Pflanzenthiere beibehalten will, so wird man die Gastraeaden zu den ersteren stellen müssen; und diese Anordnung wird sich um so mehr empfehlen, als doch die Physemarien im Ganzen näher noch den Spongien als den Hydroiden verwandt erscheinen. Man wird dann aber unter den Spongien zwei verschiedene Klassen unterscheiden müssen: I. Die Gastraeaden, ohne Hautporen (mit adoraler Wimperspirale?); und II. die Poriferen, mit Hautporen (ohne adorale Wimperspirale). Das System der Zoophyten würde demnach folgende Form annehmen:

Erste Hauptklasse: Spongiae. Klassen: 1. Gastraeada, 2. Porifera.

Zweite Hauptklasse: Acalephae. Klassen: 1. Hydromedusae, 2. Ctenophora, 3. Calycozoa, 4. Coralla.

Die Klasse der Gastraeaden würde durch folgende Charakteristik zu bezeichnen sein:

Charakter der Gastraeaden: Einfache, schlauchförmige Thiere ohne Anhänge, deren dünne Körperwand zeitlebens aus den beiden primaeren Keimblättern besteht, und deren einfache Darmhöhle sich durch einen Urmund öffnet. Fortpflanzung durch befruchtete Eier.

Erste Ordnung: Gastremaria. (Hypothetische Stammgruppe der Metozoen). Körper freibeweglich, umherschwimmend mittelst der Flimmerhaare des Exoderms.

Genera: *Gastraea* (nackt). *Gastrema* (beschaalt).

Zweite Ordnung: Physemaria. Körper am aboralen Pole festgewachsen. Exoderm nicht flimmernd, durch Verschmelzung der Zellen ein Syncytium darstellend, welches durch Aufnahme von fremden Körpern ein Sand-Skelet bildet.

Genera: *Haliphysema* (einkammerig). *Gastrophysema* (mehrkammerig).

¹⁾ Unter *Gastraea* wollen wir die nackten, vollkommen der *Archigastrula* gleichen Gastremarien verstehen; unter *Gastrema* dagegen diejenigen, welche sich eine schützende Hülle oder Schale bildeten. Dass letztere neben ersteren in der laurentischen Periode existirten, ist aus vielen Gründen wahrscheinlich.

Erklärung der Tafeln.

Taf. IX.

Haliphysema primordiale.

- Fig. 121. Eine entwickelte Person, festsitzend auf einer Laminarien-Wurzel. Aeussere Ansicht. Vergrößerung 80.
- Fig. 122. Längsschnitt durch dieselbe Person. Die spindelförmige Magen-
höhle (*v*) öffnet sich oben durch den Mund (*m*). *e* Exoderm. *i* Entoderm. *o* Eizellen. *s* Spicula. *l* Steinchen. Vergr. 80.
- Fig. 123. Querschnitt durch die Mitte derselben Person. Buchstaben wie in Fig. 122. Die Eizellen (*o*) liegen zerstreut zwischen den Geisselzellen des Entoderms (*i*). Vergr. 80.
- Fig. 124. Die adorale Geisselspirale in der Richtung von der Mundöffnung aus gesehen. Schematisch. Vergr. 250.
- Fig. 125. Ein Stückchen Entoderm, mit fünf Geisselzellen, im Profil. Vergr. 800.
- Fig. 126. Ein Stückchen Exoderm, von der Fläche gesehen. *n* Zellenkerne. *p* Syncytium. *l* Kieselsteinchen. *s* Spicula. Vergr. 800.

Taf. X.

Haliphysema echinoides.

- Fig. 127. Eine entwickelte Person, mit Spicula von Corticaten-Spongien bewaffnet; in der kugeligen Magenwand viele dreizählige Ankernadeln; im Stiel und in der konischen Fuss Scheibe des Stiels viele Lithasteriken von Tethyen etc. Vergr. 80.
- Fig. 128. Längsschnitt durch den Körper derselben Person. Im Grunde der kugeligen Magen-
höhle (*v*) sitzt ein Zapfen (Columella, *c*), der mit einem Haufen von Eizellen (*o*) bedeckt ist. *m* Mundöffnung. *e* Exoderm. *i* Entoderm. Vergr. 80.
- Fig. 129. Ein Stückchen Exoderm. *n* Zellenkerne. *p* Protoplasma des Syncytium. Vergr. 600.
- Fig. 130. Ein Stückchen Entoderm, einfache Epithelschicht, von der Fläche gesehen. Vergr. 600.
- Fig. 131. Zwei Eizellen aus dem Grunde der Magen-
höhle. Im körnchenreichen Protoplasma ein helles Keimbläschen mit Keimfleck. Vergr. 400.

Taf. XI.

Haliphysema globigerina.

- Fig. 132. Eine entwickelte Person, mit birnförmigem Körper und einem sehr langen, runden, in der Figur kurz abgebrochenen Stiele. Das Pseudo-Skelet des Exoderms besteht zum grössten Theile aus Rhizopoden-Schalen, ganz überwiegend Globigerina; eine dünnschaligere Form (*G*) und eine dickschaligere (*K*), Orbulina (*O*), ferner einzelne Rotalien und Textilarien (*T*); dazwischen auch einzelne Radiolarien: Euchitonia (*E*), Haliomma (*H*), Trematodiscus (*D*) u. s. w. Vergr. 100.
- Fig. 133. Längsschnitt durch dieselbe Person. Die birnförmige Magenöhle (*v*) öffnet sich oben durch eine nabelförmig eingezogene Mündung (*m*). *e* Exoderm. *i* Entoderm. *c* Säulchen (columella). *o* Eizellen. Vergr. 40.
- Fig. 134. Ein Stückchen des vorigen Längsschnittes, stärker vergrössert. *i* Entoderm. *e* Exoderm. *n* Kerne desselben. *O* Eine Orbulina. *H*, *K* Globigerinen. Vergr. 600.
- Fig. 135. Längsschnitt durch die Columella (*c*). Der Entoderm-Ueberzug derselben besteht aus grösseren Zellen, wahrscheinlich jungen Eizellen (*o*). Im Exoderm-Protoplasma viele Kerne (*n*). Vergr. 400.
- Fig. 136. Querschnitt durch den runden Stiel. In der Mitte die aus Protoplasma bestehende Axe des Stiels (*p*), welche keine fremden Körper, dagegen zahlreiche longitudinal gelagerte Zellenkerne enthält (*n*); in der Peripherie Coccolithen, Coccospaeren und andere fremde Körper (*x*). Vergr. 400.

Taf. XII.

Gastrophysema dithalamium.

- Fig. 137. Eine entwickelte Person, aufsitzend auf einem abgestorbenen Stock von Cladocora. Der Körper ist im unteren Theile mit Sandkörnern und Nadelfragmenten, im oberen Theile mit abstehenden Spicula verschiedener Spongien bewaffnet. Vergr. 80.
- Fig. 138. Ein Stückchen eines Durchschnittees durch die Wand der Magenöhle im unteren Theile. *f* Geisselzellen des Darm-Epithels. *d* Drüsenzelle desselben. *n* Zellenkerne des Exoderms. *p* Protoplasma. Die fremden Körper des Pseudo-Skelets sind aus dem Syncytium entfernt. Vergr. 1500.
- Fig. 139. Ein Stückchen eines Durchschnittees durch die Wand der Magenöhle im oberen Theile, wo die adorale Geisselspirale liegt. *a* Geisselzellen der letzteren, mit sehr verlängertem Halse. *d* Drüsenzelle. *n* Zellenkerne des Exoderms. *p* Protoplasma desselben. Vergr. 1500.

Taf. XIII.

Gastrophysema dithalamium.

- Fig. 140. Eine entwickelte geschlechtsreife Person mit Eiern, mit verengertem Mundtrichter, im Längsschnitt. *i* Geissel-Epithel (Entoderm). *v* Magenöhle. *b* Bruthöhle. *y* Enge Einschnürung zwischen beiden.

d Drüsenzellen des Magens. *a* adorale Geisselspirale. *m* Mundöffnung. *o* Eizellen. *e* Exoderm, mit fremden Körpern (*s*) beladen (in der untern Hälfte grösstentheils Sandkörnchen, in der oberen Spicula von Spongien). *n* Kerne des Syncytium. Vergr. 80.

Fig. 141. Eine entwickelte trächtige Person mit erweitertem Mundtrichter, zahlreiche ausgebildete Gastrulae (*g*) enthaltend; die Geschlechtshöhle (*b*) ist fast ganz von ihnen erfüllt; einzelne sind auch in die Magenhöhle (*v*) übergetreten. Buchstaben wie in voriger Figur. Vergr. 80.

Fig. 142. Vier Spermazellen, beim Zerzupfen einer eierhaltigen Person in Menge isolirt. Vergr. 1200.

Fig. 143. Eine unreife Eizelle, in drei verschiedenen Zuständen der amoeboiden Bewegung. Vergr. 600.

Taf. XIV.

Gastrophysema dithalamium.

Fig. 144. Längsschnitt durch die Magenhöhle (*v*), um die adorale Geisselspirale zu zeigen (*a*). Schematisch. *a* die Spirale. *m* Mund. *e* Exoderm. *i* Entoderm. Vergr. 80.

Fig. 145. Hälfte eines Querschnitts durch den oberen Theil der Magenhöhle (*v*). *f* Geisselzellen des Entoderms. *d* Drüsenzellen. *a* Colossale Geisselzellen der Spirale. *n* Zellkerne des Exoderms. *p* Protoplasma desselben. *s* fremde Körper. Vergr. 200.

Fig. 146. Hälfte eines Querschnitts durch die Geschlechtshöhle (*b*). *f* Geisselzellen des Entoderms. *o* Eizellen. *n* Kerne des Exoderms (*e*). *p* Protoplasma. *s* fremde Körper. Vergr. 200.

Fig. 147. Ein Stückchen Entoderm aus dem adoralen (oberen) Theile der Magenhöhle. *f* Geisselzellen. *d* Drüsenzelle. *a* drei grosse Geisselzellen der Spirale. Von der Fläche gesehen. Vergr. 1200.

Fig. 148. Ein Stückchen Exoderm, von der innersten Schicht desselben, an der Einschnürungsstelle zwischen beiden Kammern. Die Grundsubstanz des Syncytium (*p*) erscheint faserig differenzirt, die Kerne (*n*) den Fasern parallel gelagert. Vergr. 1200.

Fig. 149. Zwei Blastoderm-Zellen der Blastula (vergl. Fig. 118). Vergr. 1500.

Fig. 150. Durchschnitt durch die Wand der Gastrula. *e* Vier Exoderm-Zellen. *i* Zwei Entoderm-Zellen der Gastrula (Fig. 119, 120). Vergr. 1500.

Jena, den 18. August 1876.

IV.

Nachträge zur Gastraea-Theorie.

Inhalt. 18. Histologische Bedeutung der Gastraea-Theorie. 19. Primäre und secundäre Keimblätter. Exoderm, Mesoderm und Entoderm. 20. Protozoen und Metazoen. 21. Mesozoen, Gastraeaden, Dicyemiden. 22. Gastrulation der Säugethiere. 23. Urdarm und Urmund. Primitiv-Organ. 24. Heuristische Bedeutung der Gastraea-Theorie.

18. Histologische Bedeutung der Gastraea-Theorie.

Der erfreuliche Aufschwung und die wachsende Theilnahme weiter Kreise, welche das Studium der Entwicklungsgeschichte im letzten Decennium gewonnen hat, ist auch unserer Gastraea-Theorie unmittelbar zu Gute gekommen. Zahlreiche vortreffliche Arbeiten aus der neuesten Zeit, unter denen ich hier nur diejenigen von E. RAY-LANKESTER, F. M. BALFOUR, EDUARD VAN BENEDEN, A. KOWALEWSKY, A. RAUBER und CARL RABL hervorheben will, haben nicht nur unsere Kenntnisse in der Ontogenie der verschiedenen Metazoen ausserordentlich erweitert, sondern auch das causale Verständniss von deren phylogenetischer Bedeutung mächtig gefördert. Die meisten und zuverlässigsten von diesen neueren Arbeiten haben die Gastraea-Theorie mit ihren wichtigsten Folgerungen bestätigt und weiter ausgeführt. Die empirische Grundlage unserer Theorie ist dadurch viel breiter und fester geworden, als ich vor vier Jahren bei ihrer ersten Publication hoffen konnte, und die wichtigsten Einwürfe, die damals dagegen erhoben wurden, können jetzt als beseitigt gelten.

Aus diesem Grunde erscheint es auch überflüssig, auf die heftigen Angriffe zu antworten, welche sofort von CARL CLAUS, CARL SEMPER, W. SALENSKY, ALEXANDER AGASSIZ u. A. gegen die Gastraea-Theorie und ihre Consequenzen gerichtet wurden. Ich hatte anfangs die Absicht, am Schlusse dieser Studien zur Gastraea-Theorie wenigstens diejenigen von jenen Einwendungen zu widerlegen, welche am besten thatsächlich begründet erschienen. Indessen haben die neueren Fortschritte in der vergleichenden Ontogenie selbst diese Widerlegung thatsächlich übernommen. Auf einige der stärksten Angriffe, namentlich diejenigen von WILHELM HIS und ALEXANDER GÖTTE, habe ich in meiner Schrift über „Ziele und Wege der heutigen Entwicklungsgeschichte“ (1875) geantwortet. Viele Einwendungen gegen die Gastraea-Theorie erinnern lebhaft an die Einwände, welche seiner Zeit gegen die

Zellen-Theorie erhoben wurden. Als SCHLEIDEN 1838 die Zellen-Theorie für das Pflanzenreich begründete und SCHWANN sie unmittelbar darauf für das Thierreich durchführte, da meinten viele, und unter diesen sehr angesehene Naturforscher, diese Theorie sei weder neu noch wichtig. Denn „Zellen“ habe man längst gekannt, dass alle Gewebe bloss aus Zellen zusammengesetzt seien, sei nicht bewiesen, ausserdem gebe es auch andere Elementartheile, und der Zellen-Begriff sei nicht auf die Bestandtheile aller Gewebe anwendbar. Geradeso erheben die Gegner der Gastraea-Theorie den Einwurf, die Keimformen vom Bau der Gastrula seien schon vorher bekannt gewesen, dass alle Metazoen sich aus Gastrula-Keimen entwickeln, sei nicht bewiesen, ausserdem gebe es auch noch andere Keimformen und der Gastrula-Begriff sei nicht auf die Embryonen aller Metazoen anwendbar. Diese Einwürfe werden aber das feste Fundament der Gastraea-Theorie so wenig erschüttern, als jene gleichen Angriffe vor 38 Jahren die Zellen-Theorie widerlegt haben. Wie wir durch die letztere die einheitliche Auffassung vom elementaren Bau aller Organismen gewonnen und durch den Zellen-Begriff die Zelle als das „Individuum erster Ordnung“ erkannt haben, so gelangen wir durch die erstere zu einer einheitlichen Auffassung vom histologischen und organologischen Bau aller Metazoen und erkennen in der Gastraea das „Individuum dritter Ordnung“, die Person; in ihren beiden primären Keimblättern die Individuen zweiter Ordnung, die „Idorgane“, aus denen sich die Organisation sämtlicher Metazoen entwickelt hat. Die Einfachheit und Einheit der Auffassung, die Feststellung klarer morphologischer Elementar-Begriffe und die damit verknüpfte phylogenetische Erkenntniss verleihen der Gastraea-Theorie ihren Anspruch auf Geltung so lange, bis sie durch eine bessere morphologische Theorie ersetzt sein wird.

Statt also hier auf die vielfachen Angriffe meiner Gegner zu antworten, halte ich es für zweckmässiger, in diesen „Nachträgen zur Gastraea-Theorie“ noch einige Folgerungen derselben zu erläutern, die früher nicht die gehörige Betonung gefunden haben und zugleich mit Hülfe wichtiger Beobachtungen aus neuester Zeit einige früher offen gebliebene Lücken auszufüllen. Zunächst scheint es da zweckmässig, einige Bemerkungen über die histologische Bedeutung der Gastraea-Theorie vorzuschicken.

Vor allen dürfte für die generelle Histologie der Grundsatz zu betonen sein, dass mit der Gastrulation und der Keimblätter-

bildung überhaupt erst die Bildung eigentlicher Gewebe im Thierkörper beginnt. Daher besitzen nur die Metazoen wahre Gewebe, nicht die Protozoen. Zwar wird auch heute noch vielfach bei den Protozoen von Geweben gesprochen; und den Infusorien werden sogar höhere Gewebs-Differenzirungen zugeschrieben. Im Interesse klarer und logischer Ordnung der Begriffe sollte dies aber niemals geschehen. Denn unter Geweben verstehen wir solche Gruppierungen bestimmter Zellenarten, welche eine bestimmte morphologische und physiologische Bedeutung für den vielzelligen Thier-Organismus besitzen. Da nun die grosse Mehrzahl der Protozoen einzellig ist, kann bei ihnen überhaupt nicht von Geweben in strengerem Sinne die Rede sein. Aber auch bei den vielzelligen Protozoen treffen wir die constituirenden Zellen niemals in der Weise zu bestimmten morphologischen Einheiten verbunden, wie sie die Keimblätter der Metazoen und die daraus abgeleiteten Gewebe vorstellen.

Die beiden primären Keimblätter der Gastrula sind also die ersten und ältesten differenten Gewebe des Thierkörpers. Wollte man noch einen Schritt weiter zurückgehen, so könnte man das Blastoderma, die Keimhaut der Blastula, als das allerälteste Gewebe bezeichnen. In der That kann diese einfache Zellschicht, welche die Wand einer einfachen Hohlkugel bildet, ebenso gut auf den Charakter eines echten, einfachen Gewebes Anspruch machen, wie die beiden primären Keimblätter, welche aus dem Blastoderm durch Invagination der Blastula hervorgehen. Das Entoderma ist ja eigentlich nur der eingestülpte, und das Exoderma der nicht eingestülpte Theil des Blastoderma.

Vergleichen wir nun diese ältesten Gewebs-Formationen des Metazoen-Organismus mit den Geweben des vollkommen entwickelten Thierkörpers, so kann es keinen Augenblick zweifelhaft sein, dass dieselben sowohl in morphologischer als in physiologischer Beziehung den Charakter eines einfachen echten Epitheliums besitzen. Sowohl das ursprüngliche, ganz einfache Blastoderma, als die beiden daraus durch Invagination entstehenden primären Keimblätter, Exoderma und Entoderma, sind echte Epithelien. Die einfache Zellschicht des Exoderms ist ein primitives Dermal-Epithelium, eine einfachste „Hautdecke“; die ebenso einfache Zellschicht des Entoderms ist ein primitives Gastral-Epithelium, eine einfachste „Darmdecke“.

Mit Bezug auf die Planaea und die Gastraea, jene

ältesten hypothetischen Stammformen, welche den heutigen Keimformen der Archiblastula und Archigastrula wesentlich gleich gewesen sein müssen, dürfen wir fernerhin die Vermuthung aufstellen, dass jene allerältesten, zuerst entstandenen Epithelien — sowohl das Blastoderma, als das Exoderma und Entoderma — Flimmer-Epithelien waren; und wenn wir den wichtigen Zeugnissen trauen dürfen, welche uns die histologische Beschaffenheit des Entoderms bei den heute noch lebenden Gastraeiden, Spongien und Hydroiden liefert, so waren jene ersten Flimmer-Epithelien einschichtige Geissel-Epithelien, gebildet aus einer einfachen Lage von gleichartigen Geisselzellen, deren jede mit einem einzigen langen, schwingenden Geisselfaden ausgerüstet war (Fig. 117, 118, 120).

Wenn wir zunächst bloss die Archiblastula (Fig. 20, 29, 116, 117) und die Archigastrula (Fig. 23, 31, 44, 120) berücksichtigen, welche bei Thieren der verschiedensten Gruppen überall dieselbe einfache Beschaffenheit darbieten, so bedürfen die obigen Sätze keines weiteren Beweises. Denn bei allen palingenetischen Thieren, bei allen Thieren, welche noch heute primordiale Eifurchung besitzen — von Gastrophysa und Olynthus bis zur Ascidie und zum Amphioxus hinauf — sind ja überall sowohl das Blastoderma der Blastula, als das Exoderma und Entoderma der Gastrula, ganz einfache, einschichtige Epithelien.

Hingegen erscheint jene Auffassung nicht gerechtfertigt bei den meisten cenogenetischen Thieren, welche nicht die primordiale Eifurchung besitzen, sondern eine der drei anderen Furchungsformen (inaequale, discoidale oder superficiale). Hier tritt erstens der Epithel-Charakter der beiden primären Keimblätter oft nicht so klar und unzweideutig hervor, als bei jenen archiblastischen Thieren; und zweitens erscheinen schon die ersten Anlagen derselben oft nicht einschichtig, sondern mehrschichtig. Zwar wird sich der Epithel-Charakter des Exoderms in keinem Falle verleugnen lassen. Aber das Entoderm wird sehr oft diesen Charakter auf den ersten Blick vermissen lassen, insbesondere dann, wenn ein mächtiger Nahrungsdotter entwickelt und die Urdarmhöhle damit ausgefüllt ist. Hier müssen wir dann stets die secundäre Natur dieser cenogenetischen Bildung im Auge behalten und uns erinnern, dass wir im Stande waren, sie auf jene primären palingenetischen Verhältnisse zurückzuführen. In allen Fällen sind die ersteren aus den letzteren erst

später, in Folge embryonaler Anpassungen, hervorgegangen. So sind die mannichfach verschiedenen, oft mehrschichtigen und nicht flimmernden Keimblätter der Fische, Amphibien und Amnioten alle ursprünglich aus den einschichtigen Flimmer-Epithelien entstanden, welche die beiden primären Keimblätter der Acranier bilden (Amphioxus). Wir sind daher in allen Fällen zu der Annahme berechtigt, dass die mehrschichtigen Keimblätter erst secundär aus einschichtigen entstanden sind, dass die nicht flimmernden Keimblätter ursprünglich aus einem Flimmer-Epithel hervorgegangen sind, und dass das Entoderm stets eben so gut ein echtes Epithelium ist, wie das Exoderm. Unser Magen-Epithel bleibt ein echtes Epithel, gleichviel ob unsere Magenöhle mit Speise erfüllt ist oder nicht; und ebenso bleibt das Entoderm der Gastrula überall ein Epithel, gleichviel ob ihre Urdarmöhle von einem Nahrungsdotter ausgefüllt ist oder nicht.

Der histologische Nachweis, dass die beiden primären Keimblätter überall echte Epithelien sind, gestattet uns nun unmittelbar folgenden bedeutungsvollen Schluss: Das Epithelium allein ist das primäre Gewebe, ist das ursprüngliche und älteste Gewebe des Thierkörpers und bildete anfänglich den Metazoen-Organismus für sich allein. Alle anderen Gewebe sind secundäre Gewebe, sind erst nachträglich aus jenem ersteren hervorgegangen, sind Descendenten des Epithelium. Wie wichtig und folgenreich dieser Schluss ist, leuchtet ein, sobald wir an die langwierigen und noch heute nicht beendigten Streitigkeiten über die Beziehungen der Epithelien zu anderen Geweben denken. Wie viele Seiten der histologischen Literatur sind mit den lebhaftesten Streitigkeiten darüber angefüllt, ob Nerven, Muskeln, Bindegewebe, Blut u. s. w. mit echten Epithelien in Continuität stehen können oder nicht! Und wie leer, wie müssig erscheinen alle diese endlosen Controversen angesichts der einfachen That-sache, dass alle diese Gewebe ursprünglich aus Epithelien hervorgegangen sind. Blut- und Binde-Gewebe ebenso wohl als Nerven- und Muskel-Gewebe sind ursprünglich stets aus Epithelial-Gewebe entstanden.

Durch diese einfache histogenetische Reflexion, durch die Erwägung, dass die beiden primären Keimblätter echte Epithelien sind, und dass alle Gewebe des Metazoen-Körpers einzig und allein aus diesen entstanden sind, werden eine Menge von histologischen Controversen gegenstandslos, mit denen eine Masse von Papier und Zeit nutzlos vergeudet worden ist. Vor allen gilt das

von der vielbesprochenen Parablasten-Theorie von His, welche trotz ihrer Absurdität auch heute noch zahlreiche Anhänger besitzt. Der Kern dieser Theorie gipfelt bekanntlich in dem Satze, dass der Thierkeim aus zwei gänzlich verschiedenen Bestandtheilen zusammengesetzt sei, aus dem Hauptkeim und Nebenkeim. Der Hauptkeim oder Archiblast allein soll von den beiden primären Keimblättern abstammen und Nerven-Gewebe, Muskel-Gewebe, Epithelial- und Drüsen-Gewebe liefern. Hingegen sollen das Binde-Gewebe (nebst Knorpel- und Knochen-Gewebe), die Blutzellen und die sogenannten Endothelien¹⁾ (die Gefäss-Epithelien) abstammen von dem Nebenkeim oder Parablast, d. h. von Bindegewebszellen des mütterlichen Körpers, welche in den „weissen Dotter“ des Eies eingewandert sind, und welche also gar nichts mit den primären Keimblättern zu thun haben. Die Aufstellung dieser ganz verkehrten, aber vielbewunderten Parablasten-Theorie²⁾, die den einfachsten physiologischen und morphologischen Principien Hohn spricht, lässt sich nur durch die tiefe Unkenntniss der vergleichenden Anatomie und Ontogenie entschuldigen, durch welche His sich auszeichnet. Denn alle palingenetischen Thiere besitzen gar keinen Nahrungsdotter, keine Spur von „weissem Dotter“; ihr Keim besteht einzig und allein aus den primären Keimblättern, also aus zwei einfachen Epithelial-Schichten; — und doch bilden diese Thiere ebenso gut Binde-Gewebe, Blut und „Endothelien“, als die cenogenetischen Thiere, bei denen letztere „ganz anderen Ursprungs“ sein sollen. Durch diese unleugbare Thatsache allein schon wird die ganze Parablasten-Theorie widerlegt. Blut, Endothelien und Binde-Gewebe entwickeln sich ursprünglich ebenso aus Epithelien, wie Nerven-, Muskel- und Drüsen-Gewebe. Alle Zellen der verschiedensten Gewebe sind direct oder indirect Abkömmlinge von Epithelial-Zellen.³⁾

¹⁾ Der von His eingeführte und jetzt vielfach gebrauchte Ausdruck *Endothelium* bedeutet wörtlich: „Innerhalb der Brustwarze“.

²⁾ KÖLLIKER (Entwicklungsgeschichte, II. Aufl. 1876, p. 26) meint, dass „die von His in geistreicher Weise ausführlich beleuchtete Parablasten-Theorie viel Bestechendes hat,“ und „bedauert, dieselbe nicht unterstützen zu können.“

³⁾ Trotzdem His gegenwärtig mit der Archigastrula des *Amphioxus* bekannt ist, welche für sich allein schon die ganze Parablasten-Theorie widerlegt, hält er doch unbeirrt an letzterer fest. Vergl. meine Anthropogenie (III. Aufl., S. 657) und „Ziele und Wege der heutigen Entwicklungsgeschichte“ (1875, S. 32).

19. Primäre und secundäre Keimblätter.

Exoderm, Mesoderm und Entoderm.

Die Unterscheidung der primären und secundären Keimblätter, auf welche ich bereits in der Monographie der Kalkschwämme (1872) das grösste Gewicht gelegt habe, scheint mir nicht allein für das Verständniss der Gastraea-Theorie, sondern auch für die richtige Auffassung der wichtigsten Keimungs-Vorgänge überhaupt von solcher Bedeutung zu sein, dass ich nicht umhin kann, hier nochmals darauf zurückzukommen. Besondere Veranlassung dazu bieten die vielfachen Streitigkeiten über Ursprung und Bedeutung des Mittelblattes oder Mesoderma, welche bis in die neueste Zeit mit zunehmender Verwirrung der Begriffe und Steigerung der Widersprüche fortgedauert haben. In der That überzeugt uns ein Blick auf die umfangreiche embryologische Literatur der letzten Jahre, dass das Mesoderm-Problem ebenso zu den dunkelsten und schwierigsten, wie anderseits zu den wichtigsten und einflussreichsten Fragen der Keimblätter-Theorie gehört.

Die Mehrzahl der heutigen Embryologen begnügt sich in dieser Beziehung gegenwärtig mit folgender Auffassung: Nachdem Exoderm und Entoderm ausgebildet sind, entsteht zwischen diesen beiden Keimblättern ein drittes, das Mesoderm, und nunmehr besteht der Keim aus drei übereinander liegenden Blättern: Exoderm, Mesoderm und Entoderm (oder: Epiblast, Mesoblast und Hypoblast). Schon dieser Satz, welcher fast überall ohne Bedenken wiederholt wird, enthält einen logischen Fehler, der sich zu einer Quelle verhängnissvoller Irrthümer gestaltet. Er verstösst nämlich gegen die wichtige Thatsache, dass das Mesoderm in allen Fällen ein secundäres Product der primären Keimblätter ist, entweder beider, oder eines von beiden. Wenn das aber wirklich der Fall ist — und die vergleichende Ontogenie hat jetzt diese fundamentale Thatsache unumstösslich festgestellt! — dann ist das Mittelblatt ein Theil von einem der beiden primären Keimblätter oder von beiden. Da nun der Theil nie gleich dem Ganzen sein kann, so hört mit der Bildung des Mesoderms wenigstens eines der beiden primären Keimblätter — oder beide zugleich — auf, als solche zu existiren; eines oder beide sind dadurch in mehrere secundäre Keimblätter zerfallen oder gespalten.

Der Einfachheit halber wollen wir die primären und secundären Keimblätter mit folgenden Buchstaben bezeichnen: E = Exoderma (äusseres primäres Blatt); J = Entoderma (inneres primäres Blatt); s = Hautsinnesblatt (Sinnesblatt); f = Hautfaserblatt (Fleischblatt); g = Darmfaserblatt (Gefässblatt); d = Darmdrüsenblatt (Drüsenblatt); m = Mesoderma (Mittelblatt oder Faserblatt). Das Mesoderm wird allgemein als die Summe von Hautfaserblatt und Darmfaserblatt aufgefasst, gleichviel auf welche Weise diese aus den primären Keimblättern entstanden sind; also $m = f + g$. Demnach gelten allgemein folgende Gleichungen:

$$\begin{aligned} 1) & E + J = s + f + g + d \\ \text{oder } & E + J = s + m + d \\ 2) & E = s + m + d - J \\ \text{oder } & J = s + m + d - E \\ 3) & m = E + J - (s + d) \\ \text{oder } & m = (E - s) + (J - d) \end{aligned}$$

Alle verschiedenen Ansichten, welche über die Bedeutung und Entstehung des Mesoderms und überhaupt der secundären Keimblätter geltend gemacht werden könnten, lassen sich demnach auf folgende drei Möglichkeiten reduciren:

- 1) $J = m + d$, dann ist $E = s$;
 - 2) $E = m + s$, dann ist $J = d$;
 - 3) $E = s + f$ (oder $= s + m - g$) und entsprechend $J = g + d$ (oder $= m - f + d$); dann ist $m = J - d + E - s$.
- Fassen wir nun diese drei möglichen Fälle noch etwas näher in's Auge, ganz abgesehen davon, dass der letzte derjenige ist, der in organologischer Hinsicht der verständlichste und daher in phylogenetischer Beziehung der wahrscheinlichste ist.

1. Das ganze Mesoderm entsteht aus dem Entoderm und spaltet sich erst später in Darmfaserblatt und Hautfaserblatt. Dann ist $J = m + d$ und folgerichtig $E = s$. Das Exoderm liefert bloss das Hautsinnesblatt, das Entoderm alle übrigen drei secundären Blätter. Diese Ansicht wird augenblicklich von der grossen Mehrzahl der Embryologen für die richtige gehalten. REMAK hat dieselbe zuerst für die Wirbelthiere aufgestellt, und die meisten neueren Beobachter glauben dasselbe Verhältniss bei den verschiedensten Wirbellosen gefunden zu haben. Wenn dieses Verhältniss stattfindet, so hört mit der Bildung des Mesoderms die Existenz des Entoderms auf; denn J wäre dann $= m + d$ und folglich $m = J - d$. Der dreiblättrige Keim

besteht demnach aus folgenden Theilen: 1. Exoderm (= Hautsinnesblatt); 2. Mesoderm oder Faserblatt (= Hautfaserblatt und Darmfaserblatt); 3. Darmdrüsenblatt.

2. Das ganze Mesoderm entsteht aus dem Exoderm und spaltet sich erst später in Hautfaserblatt und Darmfaserblatt. Dann ist $E = s + m$ und folgerichtig $J = d$. Das Entoderm liefert blos das Darmdrüsenblatt, das Exoderm alle übrigen drei secundären Blätter. Diese Ansicht wird für eine Anzahl von sehr verschiedenen Wirbellosen auch noch in neuester Zeit von namhaften Beobachtern vertreten und kürzlich hat sie KÖLLIKER auch für die Wirbelthiere mit aller Bestimmtheit geltend gemacht.¹⁾ Wenn dieses Verhältniss stattfindet, so hört mit der Bildung des Mesoderms die Existenz des Exoderms auf; denn E ist dann $= s + m$, und folglich $m = E - s$. Der dreiblättrige Keim besteht demnach aus folgenden Schichten: 1. Hautsinnesblatt; 2. Mesoderm oder Faserblatt (= Hautfaserblatt und Darmfaserblatt); 3. Entoderm (= Darmdrüsenblatt).

3. Das Mesoderm entsteht theils aus dem Exoderm, theils aus dem Entoderm; das Hautfaserblatt stammt vom äusseren, das Darmfaserblatt hingegen vom inneren primären Keimblatte. Dann ist $E = s + f$ und $J = g + d$ oder, da $m = f + g$ ist, so ist auch $E = s + m - g$ und $J = d + m - f$. Das Exoderm zerfällt in Hautsinnesblatt und Hautfaserblatt; ebenso spaltet sich das Entoderm in Darmfaserblatt und Darmdrüsenblatt. Diese Ansicht ist bekanntlich zuerst von BAER aufgestellt und mit dem grössten Erfolge für die Erklärung der Organogenese durchgeführt worden. Viele ausgezeichnete Beobachter haben dieselben Verhältnisse sowohl bei Wirbelthieren als bei Wirbellosen wieder gefunden. Nach meiner eigenen Anschauung ist diese Auffassung unter allen drei möglichen Fällen diejenige, welche die Entstehung und weitere Verwerthung der secundären Keimblätter phylogenetisch am einfachsten erklärt, und ich habe sie daher in der Anthropogenie zur Grundlage der ganzen Darstellung gewählt.²⁾ Nach dieser Auffassung ist das Mesoderm keine ursprünglich einheitliche Keimschicht, sondern eine secundäre Ver-

¹⁾ KÖLLIKER, Entwicklungsgeschichte des Menschen und der höheren Thiere, II. Aufl. 1876, p. 96. „Das ganze Mesoderma stammt vom Exoderm. Das mittlere Keimblatt ist ganz und gar ein Erzeugniss des äusseren Keimblattes.“

²⁾ Vergl. Anthropogenie, Grundzüge der menschlichen Keimes- und Stammes-Geschichte. III. Aufl. 1877, S. 189, 236.

bindung von zwei ursprünglich getrennten Schichten: $m = f + g$; und da $f = E - s$, und ebenso $g = J - d$ ist, so können wir auch sagen: $m = E - s + J - d$ oder $m = E + J - (s + d)$. Mit der Bildung des Mesoderm (durch secundäre Verbindung von Hautfaserblatt und Darmfaserblatt) hört hier die Existenz beider primären Keimblätter auf; und der dreiblätterige Keim besteht demnach aus folgenden Schichten: 1. Hautsinnesblatt; 2. Mesoderm (= Hautfaserblatt und Darmfaserblatt); 3. Darmdrüsenblatt.

Aus diesen einfachen Erwägungen ergibt sich klar, dass in allen drei möglichen Fällen wenigstens eins der beiden primären Keimblätter (— im dritten Fall beide! —) mit der Ausbildung des Mesoderms als geschlossene morphologische Einheit zu existiren aufhört. Es ist daher vollkommen unlogisch und kann nur Verwirrung stiften, wenn man noch immer den dreiblätterigen Keim beschreibt als bestehend aus: Exoderm, Mesoderm, Entoderm. Freilich ist diese allgemein beliebte Methode der Darstellung die bequemste. Denn sie lässt die schwierige Frage vom Ursprung des Mesoderm im Dunkeln und verschweigt damit die unvereinbaren Widersprüche, welche in dieser Beziehung zwischen den angesehensten Beobachtern existiren. Damit wird aber der Weg zur weiteren Aufklärung dieser ebenso wichtigen als dunkeln Frage nicht geebnet, sondern abgeschnitten.

Die vorstehenden Erwägungen sind rein logischer Natur und sollen nur die Ueberzeugung verbreiten, wie unlogisch fast allgemein in einem der wichtigsten Punkte der Keimblätter-Lehre verfahren wird. Man darf hier nicht etwa entgegnen, das sei gleichgültig, weil das Mesoderm bei verschiedenen Thieren einen ganz verschiedenen Ursprung und demnach keine bestimmte morphologische Bedeutung habe. Ich kann darauf erwidern, dass die angeführten Unklarheiten und Widersprüche noch heute bei einem und demselben Objecte bestehen, und zwar bei demjenigen, welches am längsten und meisten untersucht ist. Unzweifelhaft ist das Hühner-Ei dasjenige Object, welches von jeher weit mehr Zeit und Mühe, Arbeitskraft und Papier absorbiert hat, als alle anderen Thier-Eier. Am Hühner-Ei stellte ARISTOTELES die ältesten embryologischen Untersuchungen an; vom bebrüteten Hühnchen gab FABRICIUS AB AQUAPENDENTE 1600 die ersten embryologischen Beschreibungen und Abbildungen; auf die Untersuchung des Hühner-Eies gründete CASPAR FRIEDRICH WOLFF 1759 die grundlegende Theorie der Epigenesis; am Hühner-Ei entdeckte

PANDER zuerst 1817 die beiden primären Keimblätter, und an derselben Keimscheibe des Hühnchens unterschied BAER zuerst 1828 die vier secundären Keimblätter; am Hühner-Ei stellte REMAK 1852 die histogenetische Bedeutung der Keimblätter fest — am Hühner-Ei entwickelte HIS 1868 seine monströsen „mechanischen“ Keimungs-Theorien (die Briefcouvert-Theorie, die Gummischlauch-Theorie, die Höllenlappen-Theorie u. s. w.); vom Hühner-Ei endlich sind in neuester Zeit die glänzenden „Schnitt-Serien“ angefertigt worden, welche als „Thatsachen sprechen“ sollen, und welche von den meisten Embryologen deshalb so hochgeschätzt sind, weil sie glauben, dass alles vergleichende Nachdenken und Urtheilen durch diese „exacten Präparate“ überflüssig wird.

Und was sagen uns denn nun alle diese zahllosen Beobachtungen und Untersuchungen des Hühner-Eies, alle diese Schnitt-Serien und Tinctions-Präparate, was sagen uns alle diese „sprechenden Thatsachen“ über jene wichtigsten Grundfragen der Keimblätter-Lehre? Nicht allein über die dunkle Entstehung des Mesoderms und der secundären Keimblätter, sondern sogar über die einfache und klare Entstehung der beiden primären Keimblätter — also über die ersten Grundfragen — gehen die Ansichten der verschiedenen Beobachter noch heute so weit auseinander als möglich; ja, neben den aufgeführten möglichen Ansichten sind auch noch eine Anzahl unmöglicher Hypothesen von HIS und Anderen aufgestellt worden.¹⁾ Wenn wir von den beiden primären Keimblättern hier ganz absehen, deren Entstehung durch Invagination des Blastoderms auch beim Hühnchen (durch RAUBER und GÖTTE) jetzt sicher nachgewiesen ist, so treffen wir bezüglich der Mesoderm-Bildung des Hühnchens folgende vier Hauptgruppen von Ansichten: 1. Das Exoderm spaltet sich in Hautsinnesblatt und Hautfaserblatt; das Entoderm zerfällt in Darmfaserblatt und Darmdrüsenblatt (BAER, 1828); demnach entsteht das *Mesoderm* secundär durch (axiale) Verwachsung der beiden Faserblätter; 2. Das ganze Mesoderm stammt vom *Entoderm* (REMAK); 3. Das ganze Mesoderm stammt vom *Exoderm* (KÖLLIKER); 4. Ein Theil des Mesoderms stammt von den primären Keimblättern (*Archiblast*: Nerven- und

¹⁾ Viele Hühner-Embryologen lassen bekanntlich die Zellen, welche das Mesoderm bilden, „von aussen“ zwischen die beiden primären Keimblätter einwandern. Woher diese heimathlosen Auswanderer kommen, wird aber leider meistens nicht gesagt.

Muskelgewebe); ein anderer Theil desselben stammt direct von fremden Zellen, die „von aussen“ (aus dem mütterlichen Körper) eingewandert sind (*Parablast*: Blut, Endothel, Bindegewebe; His). Von dieser vierten Ansicht, der Parablasten-Theorie von His, die wir nur ihrer Curiosität halber aufführen, können wir hier ganz absehen, denn sie wird durch die Thatsachen der vergleichenden Ontogenie auf das bestimmteste widerlegt. (S. oben, p. 332). Dagegen bleibt immer noch die Frage offen, welche von den drei übrigen Ansichten wirklich wahr ist. Eine von allen dreien kann beim Hühner-Ei nur wahr sein ¹⁾, und jede der drei Hypothesen wird noch heute durch eine Anzahl hervorragender Beobachter vertreten, die, gestützt auf ihre „exacten“ Untersuchungen, mit grösster Bestimmtheit behaupten, das ihre Auffassung die richtige, alle übrigen aber falsch seien!

Soviel geht denn doch wohl aus dieser komischen Sachlage mit voller Klarheit hervor, dass 1. alle jene „sprechenden Thatsachen“ ²⁾ keine objectiven Thatsachen, sondern subjective, einseitige Urtheile über unvollkommene (und nichts weniger als exacte) Beobachtungen sind; und 2. dass solche und ähnliche schwierige Probleme niemals auf dem Wege der genauesten Untersuchung eines einzigen Organismus, sondern stets nur durch vergleichende Ontogenie gelöst werden können. Und diese vergleichende Ontogenie, zu welcher unsere Gastraea-Theorie den

¹⁾ METSCHNIKOFF und ähnliche Embryologen werden bei dieser Sachlage zwar der Ansicht sein, dass das Mesoderm bei einigen Hühnern aus dem Exoderm, bei anderen aus dem Entoderm, und bisweilen auch aus beiden zugleich hervorgehe. Indessen erscheint mir diese Ansicht, für welche METSCHNIKOFF's embryologische Ansichten viele Parallelen bieten, keiner Erörterung bedürftig.

²⁾ KÖLLIKER sagt in der kürzlich erschienenen II. Aufl. seiner Entwicklungsgeschichte (p. 382): „HAECKEL ist der Ansicht, dass für diese Geschöpfe (die Vögel) durch GÖTTE und RAUBER als Embryonalform eine *Discogastrula*, entstanden durch Invagination einer *Discoblastula*, erwiesen sei, und dass durch die Untersuchungen dieser beiden Forscher alle entgegenstehenden Angaben anderer Beobachter im Sinne der Gastraea-Theorie erledigt seien! Wie man aus Früherem weiss, bin ich durch meine Untersuchungen zu ganz anderen Ergebnissen gekommen als GÖTTE und RAUBER, und wird es daher wohl für einmal das Zweckmässigste sein, nur die Thatsachen sprechen und die Gastraea-Theorie ganz ausser dem Spiele zu lassen.“ Darf nicht dasselbe jeder andere „exacte“ Beobachter (z. B. GÖTTE oder RAUBER) mit gleichem Rechte von KÖLLIKER's subjectiven Ansichten sagen, welche dieser für „sprechende Thatsachen“ hält?

Weg ebnen soll, lehrt uns zunächst wenigsten die Fragen richtig stellen, wenn auch deren Lösung noch in weiter Ferne liegt.

Für die richtige Stellung und Beantwortung dieser Fragen liefert uns die Gastraea-Theorie zunächst folgende wichtige Voraussetzungen als feste Grundlagen: 1) der Körper der Metazoen entwickelt sich überall ursprünglich aus zwei primären Keimblättern; 2) Das Mesoderm entsteht immer erst secundär, entweder aus einem jener beiden primären Keimblätter oder aus beiden zugleich. Die Fragen, welche die Beobachter demnächst also zu beantworten haben, sind folgende: 1) Aus welchem der beiden primären Keimblätter entsteht das Mesoderm, und wie verhalten sich die ersteren überhaupt bei der Bildung der secundären Keimblätter? 2) Ist das Mesoderm stets aus Hautfaserblatt und Darmfaserblatt zusammengesetzt? 3) Welche Uebereinstimmung oder Verschiedenheit bieten in dieser Beziehung die verschiedenen Thierklassen? 4) Sind demnach auch die vier secundären Keimblätter der verschiedenen Thierstämme homolog, und wie weit geht diese allgemeine Homologie? (Vergl. die provisorische Tabelle II, S. 53). Einige wichtige, diese Frage betreffenden Momente sind in neuester Zeit von CARL RABL in seinen ausgezeichneten Untersuchungen über die Ontogenie der Mollusken ¹⁾ insbesondere über *Unio* ²⁾ klar hervorgehoben worden. RABL macht namentlich auf zwei sehr wichtige Erscheinungen bei der ersten Entstehung des Mesoderms aufmerksam, welche sämtlichen Bilaterien — allen Metazoen mit Ausschluss der Zoophyten — gemeinsam zu sein scheinen: 1) Das erste Auftreten der ersten Mesoderm-Zellen in der Umgebung des Properistoms, und 2) die dipleure oder bilateral-symmetrische erste Anlage des Mesoderms. Bei allen Bilaterien erscheinen die ersten selbständigen Mesoderm-Zellen zwischen den beiden primären Keimblättern in der unmittelbaren Umgebung des Properistoms oder Urmundrandes, also in der Peripherie des Rusconi'schen Afters oder des Gastrula-Mundes, an der kritischen Stelle, wo das Exoderm in das Entoderm unmittelbar übergeht. Gerade deshalb lässt sich auch so schwer entscheiden, ob sie von ersterem oder von letzterem oder von beiden zugleich abstammen. Ferner tritt bei

¹⁾ CARL RABL, Die Ontogenie der Süßwasser-Pulmonaten. Jenaische Zeitschr. 1875, Bd. IX, S. 202, 236, Taf. VIII, Fig. 12, 13 m.

²⁾ CARL RABL, Entwicklungsgeschichte der Malermuschel. Eine Anwendung der Keimblätter-Theorie auf die Lamellibranchiaten. Jenaische Zeitschr. 1876, Bd. X, S. 350—360, Taf. XI, Fig. 24—32.

allen Bilaterien die erste Anlage des Mesoderms nicht als vollständig zusammenhängende Schicht, sondern dipleurisch auf, in zwei getrennten seitlichen Parthien, welche die erste Andeutung von der bilateralen Symmetrie des Bilaterien-Körpers geben. Bei *Unio* besitzen schon die beiden ersten Mesoderm-Zellen diese charakteristische seitlich-symmetrische Lage in Bezug auf die Körper-Axen des Embryo (RABL, l. c. p. 350). Durch zahlreiche unabhängige Beobachtungen aus neuester Zeit über die erste Mesoderm-Anlage sehr verschiedener Bilaterien wird dieses wichtige Verhältniss bestätigt.

Durch diese, von RABL zusammengestellten Thatsachen der vergleichenden Ontogenie wird es sehr wahrscheinlich, dass das Mesoderm bei sämtlichen Bilaterien (— Würmer, Echinodermen, Mollusken, Arthropoden, Vertebraten —) homolog ist (wirklich homophyletisch); dagegen nicht homolog (— oder vielmehr homomorph —) bei den Bilaterien und den Zoophyten (oder Coelenteraten). Ueberhaupt ist noch sehr fraglich, ob das Mesoderm der letzteren nicht bloss Hautfaserblatt ist, und ein eigentliches Darmfaserblatt ganz fehlt (oder umgekehrt?). Bei vielen Bilaterien scheint das Darmfaserblatt sich erst viel später aus dem Entoderm zu entwickeln, nachdem das Hautfaserblatt längst (aus dem Exoderm) gebildet ist. Diese und andere Fragen über das Mesoderm lassen sich nur dann richtig beantworten, wenn man vor Allem sein Verhältniss zu den beiden primären Keimblättern klar gestellt hat.

20. Protozoen und Metazoen.

Unter den verschiedenen Folgerungen, welche sich aus der Gastraea-Theorie für die systematische Zoologie ergeben, hat sich wenigstens eine rasch Bahn gebrochen. Das ist die scharfe Scheidung des ganzen Thierreichs in zwei grosse Hauptgruppen: Protozoen und Metazoen. GEGENBAUER, HUXLEY, RAY-LANKESTER, ED. VAN BENEDEN, F. E. SCHULZE und andere namhafte Forscher haben diese fundamentale Scheidung gebilligt und sie in verschiedener Weise verwerthet. Die Vortheile, welche dieselbe für die naturgemässe Auffassung der thierischen Verwandtschaftsverhältnisse gewährt, sind theils positiver, theils negativer Natur.

In letzterer Beziehung dürfte es nicht gering anzuschlagen sein, dass damit endlich allen den verfehlten Versuchen ein Ende gemacht

wird, Homologien zwischen den einzelnen Theilen des Metazoen- und des Protozoen-Organismus aufzustellen, und Organe der ersteren aus Körpertheilen der letzteren abzuleiten. Bekanntlich sind derartige Versuche bei weitem am häufigsten und eingehendsten in der Klasse der Infusorien, und ganz besonders bei den Ciliaten unternommen worden. Indem man im einzelligen Ciliaten-Organismus einen Darmcanal mit Mund und After, eine wimpernde Epidermis und einen darunter gelegenen Hautmuskelschlauch zu finden glaubte, indem man ihre contractile Blase mit dem Herzen, ihren Nucleus mit der Zwitterdrüse von Würmern verglich, suchte man irrthümlich nach Homologien, die gar nicht vorhanden sind. Denn die einzellige Natur des Ciliaten-Organismus ist in neuester Zeit wohl allgemein anerkannt. Nimmermehr aber können einzelne Theile (oder physiologische „Organe“) einer einzigen Zelle in morphologische Vergleichung gestellt werden mit den morphologischen Organen eines vielzelligen Metazoen-Organismus, welche sich überall aus vielzelligen Keimblättern entwickelt haben. Alle solche Vergleiche können nur Analogien, niemals wahre Homologien sein. Ich will dies hier ausdrücklich nochmals hervorheben, weil jene vergeblichen Versuche, die nur Verwirrung, niemals Aufklärung bringen können, selbst jetzt noch immer fortgesetzt werden. So hat noch H. IHERING in seiner so eben erschienenen grossen „Phylogenie der Mollusken“ den künstlichen Versuch gemacht, die wichtigsten Organe der Metazoen direct aus den angeblich homologen Organen der Protozoen abzuleiten.¹⁾ Die contractile Blase der Infusorien soll dem Wasser-

¹⁾ H. IHERING, Vergleichende Anatomie des Nervensystems und Phylogenie der Mollusken. Leipzig 1877, p. 21: „So zeigt sich, dass die Parallelisirung der Ontogenie mit der Phylogenie vielfach zu irrigen Vorstellungen führt. Wahrscheinlich wird dies auch für die Bedeutung Geltung haben, welche HAECKEL dem Furchungs-Process beimisst. Nach HAECKEL'S Darstellung wären die ersten Metazoen Colonien von einzelligen Protozoen gewesen. Die vergleichende Anatomie drängt dagegen, wie mir scheint, zu einem ganz anderen Ergebnisse. Danach würden nämlich die niedersten Metazoen vielkernige Protozoen gewesen sein, in denen es erst später zur Differenzirung von Zellen um die einzelnen Kerne gekommen. Vergleichend anatomisch wäre damit die Möglichkeit gegeben, einige Organe der Metazoen und speciell der tiefststehenden Würmer in ihren Anfängen bis zu den Protozoen, namentlich den Infusorien, zu verfolgen, so namentlich den Mund und das Wassergefässsystem, welches letztere also zurückzuführen wäre auf die contractile Vacuole, die bekanntlich bei zahlreichen Infusorien sich in verzweigte Gefässstämme fortsetzt. Sollte diese Vermuthung zutreffen, so ergäbe sich für die

gefäss-System der Turbellarien und der Niere der Schnecken homolog sein, ebenso der Mund der Infusorien und Würmer u. s. w. Dem ganzen Furchung-Process und der Bildung der Gastrula spricht IHERING demgemäss jede phylogenetische Bedeutung ab. Damit wird aber natürlich die ganze Gastraea-Theorie mit allen ihren Folgerungen einfach negirt, und es klingt sonderbar, wenn dieselbe an andern Stellen desselben Werkes Anerkennung findet.¹⁾ Wenn wirklich die Eifurchung und die Gastrulabildung irgend eine phylogenetische Bedeutung haben und nicht von Anfang bis zu Ende bloss cenogenetischer Natur sind, dann ist auch jede morphologische Vergleichung, jede Homologie zwischen Organen der Protozoen und Metazoen völlig ausgeschlossen.

Ebenso falsch wie die Vergleichung der Organe ist diejenige der Gewebe zwischen Protozoen und Metazoen. Noch immer spricht man bei den Infusorien von „Muskeln“, nennt den contractilen Myophan-Strang im Stiele der Vorticellen einen „Muskel“, ihre wimpernde Corticalschicht (das Exoplasma) ein „Flimmer-Epithel“ u. s. w. Auch diese histologischen Vergleiche können nur physiologische, keine morphologische Geltung beanspruchen. Denn die wahren Gewebe der Metazoen (Bindegewebe, Muskelgewebe, Nervengewebe), welche sämmtlich von dem primären Epithelialgewebe der Keimblätter abstammen (vergl. S. 231), sie sind sämmtlich Zellen-Aggregate und können also nimmermehr mit Theilen von einzelligen Organismen in morphologische Vergleichung gestellt werden.

Auf der anderen Seite gewährt uns die Scheidung der Protozoen und Metazoen den positiven Vorthail, jede dieser beiden

vergleichende Anatomie die Möglichkeit, ein und dasselbe Organ-System durch eine Reihe von Typen zu verfolgen, da das Wassergefässsystem der Turbellarien der Niere der Platycochliden homolog ist.“

¹⁾ Der Hauptfehler IHERING's liegt meines Erachtens darin, dass derselbe in einseitigster Weise die Bedeutung der vergleichenden Anatomie überschätzt und ihr gegenüber der Ontogenie alle Bedeutung abspricht. Er bildet genau das extreme Gegenstück zu GÖTTE, der in seinem grossen Unken-Buche die ganze Morphologie allein durch die Ontogenie erklären will und die vergleichende Anatomie für völlig werthlos erklärt (Vergl. meine „Ziele und Wege der heutigen Entwicklungsgeschichte“, 1875, S. 52 ff.). Beide Standpunkte sind gleich einseitig. Nur durch gleichmässige kritische Berücksichtigung der vergleichenden Anatomie und Ontogenie, welche sich gegenseitig ergänzen, werden wir in den Stand gesetzt, die Thatsachen der Morphologie richtig zu erklären und phylogenetisch zu deuten.

Hauptgruppen des Thierreichs einheitlich charakterisiren und scharf von einander trennen zu können. Die Metazoen allein besitzen einen wahren Darm und Mund; sie allein besitzen zwei primäre Keimblätter, ein Exoderm und Entoderm; sie allein entwickeln aus diesen beiden einfachen epithelialen Zellschichten wahre Gewebe, und bauen aus diesen Geweben wahre Thier-Organe in morphologischem Sinne auf. Die Metazoen erheben sich somit, und zwar schon in ihrer Ausgangsform — ontogenetisch *Gastrula*, phylogenetisch *Gastraea* — auf die Individualitäts-Stufe der Person, welche den Protozoen ebenso allgemein fehlt.¹⁾ Man könnte daher auch die Metazoen allein als echte Thiere bezeichnen, während die Protozoen sämmtlich den indifferenten und neutralen Protisten-Charakter beibehalten.

Im Grunde ist die principielle Scheidung von Protozoen und Metazoen ganz dieselbe, wie die Gegenüberstellung des Protistenreichs und des Thierreichs, welche ich vor zehn Jahren in der generellen Morphologie vorgeschlagen habe. Nur war ich damals nicht im Stande, diese fundamentale Scheidung so fest zu begründen, wie das heute möglich und fast allgemein anerkannt ist. Denn damals fehlte die Grundlage der *Gastraea*-Theorie, die Homologie der beiden primären Keimblätter und der Nachweis, dass diese letzteren bei allen Metazoen ursprünglich vorhanden sind, dass sie bei den verschiedensten Metazoen-Stämmen ursprünglich eine und dieselbe primordiale Keimform, die *Archigastrula* bilden. Dieser Nachweis ist inzwischen geliefert und damit eine einheitliche morphologische Auffassung des Thierreichs angebahnt.

Natürlich ist es eine Frage von untergeordneter Bedeutung — und mir persönlich sehr gleichgültig, ob man die beiden Hauptabtheilungen des Thierreichs als *Protozoa* und *Metazoa* gegenüberstellt, wie ich in der *Gastraea*-Theorie gethan habe, oder als *Protista* und *Animalia*, wie ich vor zehn Jahren in der generellen Morphologie vorschlug. Die tiefe Kluft, welche beide Hauptgruppen trennt und welche durch die mehrfach hervorgehobenen wichtigsten Organisations-Unterschiede klar bestimmt wird, bleibt in beiden Fällen dieselbe. Allerdings habe ich inzwischen (in mehreren

¹⁾ Ueber den Begriff der Person, wie ich ihn gegenwärtig für das sogenannte „eigentliche Thier-Individuum“ mit Hülfe der *Gastraea*-Theorie festgestellt habe, vergl. meine Monographie der Kalkschwämme, Bd. I, S. 113.

Auflagen der „Natürlichen Schöpfungsgeschichte“ und der Anthropogenie) den Versuch gemacht, Protisten und Protozoen zu trennen, und neben dem ganz indifferenten und neutralen Protistenreiche (Rhizopoden, Myxomyceten, Flagellaten u. s. w.) auch noch eine Abtheilung von Protozoen aufrecht zu erhalten, welche die ältesten phylogenetischen Entwicklungsstufen des Thierreichs, vom Moner bis zur Gastraea, enthielt. Allein ich bekenne jetzt, dass ich diesen Versuch für verfehlt und für praktisch nicht durchführbar halte. Freilich wird man in der Theorie Protisten und Protozoen phylogenetisch scharf auseinander halten können; auf der einen Seite wird man als echte Protisten (oder „Urorganismen“) diejenigen indifferenten und völlig neutralen Organismen niederster Stufe betrachten können, welche weder mit echten Thieren (Metazoen), noch mit echten Pflanzen in verwandtschaftlichem Zusammenhange stehen, und welche höchstwahrscheinlich polyphyletischen, ganz unabhängigen Ursprungs sind (vor allen die formenreiche Gruppe der Rhizopoden, Acyttarien, Radiolarien u. s. w.); auf der anderen Seite wird man als Protozoen (oder echte „Urthiere“) diejenigen einfachsten Organismen betrachten können, welche die Wurzel des Metazoen-Stammbaums (— „vom Moner bis zur Gastraea“ —) bilden (Moneren, Amoeben, Synamoebien, Planaeaden). Aber so berechtigt diese phylogenetische Trennung von Protozoen und Protisten in der Theorie, so werthlos erscheint sie in der Praxis. Denn es fehlen uns — und werden uns wahrscheinlich immer fehlen — alle Anhaltspunkte, um mit Sicherheit eine scharfe Grenzlinie zwischen jenen beiden Gruppen festzustellen, obwohl wahrscheinlich beide einen verschiedenen polyphyletischen Ursprung besitzen und von verschiedenen, autogon entstandenen Moneren ursprünglich abstammen. Der indifferente und neutrale Charakter jener niedersten Lebensformen, die meistens einzellig sind, lässt keine Hoffnung aufkommen, jemals jene wichtige Ursprungs-Verschiedenheit aufzudecken. Solche ganz indifferente einzellige Organismen, wie die Amoeben und Euglenen, und solche charakterlose Zellen-Aggregate, wie die Catallacten und Volvocinen, können ebenso wohl Protozoen als neutrale Protisten, als endlich auch Protophyten sein. Aus diesen Gründen wird es das Zweckmässigste sein — vorläufig wenigstens — die Grenze zwischen Protozoen und Protisten fallen zu lassen, und die beiden Hauptgruppen des Thierreichs entweder als *Protista* und *Animalia*, oder als *Protozoa* und *Metazoa* gegenüber zu stellen.

21. Mesozoen. Gastraeiden. Dicyemiden.

Unsere „hypothetische“ Gastraeiden-Klasse hat Glück. Kaum hat diese niederste Metazoen-Klasse, deren einstmalige Existenz ich rein theoretisch auf Grund der Gastrula-Beobachtungen mit Hülfe des biogenetischen Grundgesetzes behauptet hatte, einen realen Inhalt durch die Physemarien, diese wahren „Gastraeiden der Gegenwart“, erhalten, so wird schon von anderer Seite eine neue interessante Gruppe von lebenden Gastraeiden hinzugefügt. Das sind die merkwürdigen Dicyemiden, über deren wahre Natur soeben EDOUARD VAN BENEDEN eine höchst interessante Abhandlung veröffentlicht hat.¹⁾

Dieser verdienstvolle Zoologe liefert den Nachweis, dass die Dicyemiden echte Gastraeiden im Sinne unserer hypothetischen Begriffs-Bestimmung sind. Bekanntlich wurden diese merkwürdigen kleinen Organismen, welche als Parasiten an den spongiösen Venen-Anhängen der Cephalopoden leben, und welche KROHN 1830 entdeckte, zuerst von KÖLLIKER unter dem Namen *Dicyema paradoxum* genau beschrieben und für Wurmlarven erklärt. Ebenso hielten sie GUIDO WAGENER und neuerdings RAY-LANKESTER für Entwicklungsformen von Würmern. Hingegen erklärte sie CLAPARÈDE für bewimperte Infusorien, den Opalinen nächstverwandt.

Nach der trefflichen und sehr genauen Darstellung von EDOUARD VAN BENEDEN müssen wir die Dicyemiden für echte Gastraeiden halten, welche durch Anpassung an parasitische Lebensweise ihren Urdarm und Urmund verloren haben. Der einfache, langgestreckte, cylindrische oder spindelförmige Körper des vollständig entwickelten *Dicyema* besteht aus einer einzigen, colossalen, centralen Entoderm-Zelle und aus einer einfachen Schicht von platten flimmernden Exoderm-Zellen, welche gleich einem Pflaster-Epithelium die erstere allseitig umschliesst. Am einen Ende des langgestreckten Körpers sind die letzteren von eigenthümlicher Form und Beschaffenheit und lassen so die Un-

¹⁾ EDOUARD VAN BENEDEN, Recherches sur les Dicyemides, survivants actuels d'un embranchement des Mesozoaires. (Extrait des Bulletins de l'Académie royale de Belgique, II. Ser., Tom. XLI No. 6, Tom. XLII, Nr. 7. Bruxelles 1876.)

gleichheit der beiden Pole des einaxigen Körpers deutlich hervortreten. In der centralen Entoderm-Zelle bilden sich endogen zweierlei verschiedene Embryonen: Nematogene und Rhombogene. Jeder nematogene Keim besteht aus einer endogenen Zelle, welche eine *inaequale* Furchung erleidet und aus welcher sich (durch „Epibolie“ der Segmentellen) eine *Amphigastrula* entwickelt. Diese letztere besteht aus einer grossen Entoderm-Zelle, welche haubenförmig von einer einfachen Exodermzellen-Schicht umwachsen wird. Am oralen Pole der Axe ist anfangs eine Urmund-Oeffnung, an welcher die Entoderm-Zelle frei zu Tage liegt. Dieser Urmund wächst aber zu, indem die Exoderm-Zellen sich vermehren. Die Zahl der constituirenden Zellen beträgt bei der fertigen Gastrula von *Dicyema typus* und *D. Koellikeriana* 26. Diese Zahl wird nicht vermehrt; die Zellen nehmen während der weiteren Entwicklung bloss an Volumen zu. Endlich entstehen in der colossal vergrösserten Entoderm-Zelle wieder Embryonen. „*Un Dicyemide est une Gastrula permanente dont l'entoderme est constitué par une seule cellule.*“¹⁾

Offenbar ist *Dicyema* nichts Anderes, als eine uralte Gastraeaden-Form, welche durch Anpassung an parasitische Lebensweise eigenthümlich rückgebildet ist. Urdarm und Urmund sind verloren gegangen; bloss die beiden primären Keimblätter sind geblieben und diese bilden für sich allein den ganzen Körper: eine einzige colossale Entoderm-Zelle und eine einfache, diese rings umhüllende Schicht von wimpernden Exoderm-Zellen. VAN BENEDEN beurtheilt auch demgemäss ihre Bedeutung ganz richtig und betrachtet sie als wahre „Gastraeaden“.

Während ich diese Auffassung VAN BENEDEN's für vollkommen naturgemäss halte, kann ich mich dagegen nicht den weitergehenden Vorschlägen anschliessen, welche derselbe in Bezug auf die Classification des Thierreichs daran knüpft. Er will nämlich das letztere in drei grosse, coordinirte Hauptabtheilungen oder „Unterreiche“ zerlegen und zwischen Protozoen und Metazoen die dritte, in der Mitte stehende Abtheilung der Mesozoen einschalten; letztere soll aus den beiden Klassen der Gastraeaden

¹⁾ Die *Amphigastrula* von *Dicyema* erinnert sehr an gewisse Amphigastrula-Formen höherer Metazoen, oder an jüngere, diesen vorausgehende Blastula-Zustände. Vergl. die schöne und vollkommen naturgetreue (— nicht, wie Einige meinen, schematische —) Darstellung der Amphiblastula von *Unio* in der ausgezeichneten „Entwicklungsgeschichte der Malermuschel“ von CARL RABL (Jenaische Zeitschr. 1870, Bd. X, S. 382, Taf. X, Fig. 16).

und Planuladen¹⁾ bestehen und dadurch charakterisirt sein, dass der Körper zeitlebens nur aus den beiden primären Keimblättern, Entoderm und Exoderm besteht, während bei allen Metazoen sich zwischen beiden noch ein drittes Keimblatt, das Mesoderm, entwickelt.

Diesem Vorschlag kann ich aus mehreren Gründen nicht beitreten. Erstens kann ich dem Mesoderm nicht die hohe Bedeutung beilegen, welche die meisten neueren Embryologen ihm zuschreiben. Ich halte vielmehr, wie oben (S. 233) erörtert, das Mesoderm stets für ein secundäres Product, welches an morphologischem und phylogenetischem, also auch systematischem Werthe weit hinter den beiden primären Keimblättern zurücksteht. Zweitens aber halte ich es nicht für möglich, die Ausbildung eines selbständigen Mesoderms in der vorgeschlagenen Weise als oberstes Classifications-Princip zu verwerthen. Denn innerhalb der Zoophyten-Gruppe, ja sogar innerhalb der einen Hydromedusen-Klasse finden wir nebeneinander nächstverwandte Organismen, von denen die einen ein vollkommen selbständiges Mesoderm besitzen, die anderen nicht.

Vor allen sind hier die Hydroid-Polypen zu nennen, welche grösstentheils (— wenn nicht sämmtlich —) zweiblättrig sind und kein wahres Mesoderm besitzen. Ich erinnere zunächst an Hydra, welche uns durch KLEINENBERG's ausgezeichnete Monographie (1872) so genau bekannt geworden ist. Wenn man hier von einem Mesoderm zwischen dem Entoderm und Exoderm sprechen wollte, so könnte man darunter nur die dünne Lage der Muskelfäden verstehen, welche zwischen beiden sich ausbreitet. Diese Muskelfäden sind aber nur innere Fortsätze der äusserlich im Exoderm gelegenen Neuromuskel-Zellen, also unzweifelhaft nur Theile von Zellen und noch dazu kernlose Fortsätze der kernhaltigen Exoderm-Zellen. Nimmermehr aber kann ich da ein Mesoderm, d. h. ein secundäres Keimblatt anerkennen, wo dasselbe nicht einmal durch eine einzige selbständige Zellschicht repräsentirt wird, sondern bloss durch kernlose Fortsätze von

¹⁾ Planuladen nennt VAN BENEDEN eine hypothetische Mesozoen-Gruppe, von der er annimmt, dass die beiden (persistirenden) primären Keimblätter nicht durch Invagination, sondern durch Delamination entstanden sind (wie bei der Gastrula von Geryonia nach FOL). Ich kann letzteren Unterschied nicht als wesentlich anerkennen, sondern nehme an, dass die *Gastrula delaminata* secundär (durch cenogenetische Veränderungen) aus der *Gastrula invaginata* entstanden ist. Vergl. den letzten Abschnitt (24).

kernhaltigen Zellen einer anderen Schicht. Ich halte daher *Hydra* noch heute für zweiblättrig und würde sie daher nach VAN BENEDEN zu den *Mesozoa* stellen müssen; und dasselbe gilt wahrscheinlich auch von den meisten anderen Hydroid-Polypen. Die genauen Untersuchungen von FRANZ EILHARD SCHULZE über verschiedene Hydroid-Polypen, ebenso die neueste sorgfältige Darstellung des Baues von Podocoryne durch C. GROBBEN¹⁾ lassen keinen Zweifel, dass die meisten Hydroiden sich der Hydra im Wesentlichen gleich verhalten und kein Mesoderm besitzen. Ueberall erscheinen die Muskelfasern als kernlose fadenförmige Fortsätze der Neuromuskelzellen des Exoderms. Die von ihnen gebildete Schicht kann daher ebenso wenig als ein besonderes Keimblatt gelten, wie die innen daran liegende hyaline und structurlose Stützlamelle. Das Mindeste, was ich für den Begriff eines Keimblattes verlange, ist eine selbständige Zellschicht, welche sich von den anliegenden anderen Zellschichten deutlich absetzt und eine morphologische Einheit bildet. Ebenso zweiblättrig, wie die Hydroid-Polypen, sind wahrscheinlich viele niedere Medusen, bei denen die structurlose Gallertscheibe keine Zellen enthält und auch nichts weiter ist, als eine sehr verdickte hyaline „Stützlamelle“. Bei den höheren Medusen hingegen, wo Zellen in die letztere eintreten und das „Gallertgewebe“ des Medusen-Schirms, also eine selbständige Bindegewebs-Formation bilden, da wird unzweifelhaft diese letztere den Werth eines besonderen Keimblattes, eines wahren Mesoderms beanspruchen können.

Es handelt sich bei dieser Auffassung um eine histologische Principien-Frage, die keineswegs gleichgültig ist. Viele Histologen beschreiben Membranen, welche bloss structurlose Ausscheidungen von Zellen sind, als selbständige Gewebe und nehmen daher keinen Anstand, auch der structurlosen, zwischen Entoderm und Exoderm gelegenen „Stützlamelle“ der Acalephen den Werth einer besondern Gewebsschicht, ja sogar eines Keimblattes zuzusprechen.²⁾ Dieser Auffassung kann ich eben so wenig bei-

¹⁾ C. GROBBEN, Ueber Podocoryne carnea, Sitzungsber. der Wiener Ak., 1875. Nov.

²⁾ KÖLLIKER vergleicht in seinen *Icones histologicae* (II. Abth., I. Heft, 1865, p. 89) die structurlose Gallertscheibe der niederen Medusen ganz richtig mit einer „colossalen Basement Substance“. Gleich darauf aber fasst er sie doch wieder als ein besonderes Gewebe, und zwar als eine „eigenthümliche Bindesubstanz“ auf, hauptsächlich deshalb, weil sie oft „in Massenhaftigkeit“

pflichten, als ich etwa die Chitin-Skelete der Gliederthiere (ohne die sie erzeugende Schicht von Chitinogen-Zellen) als ein besonderes „Gewebe“ anerkennen kann. Der Begriff des Gewebes bezeichnet stets ein einheitliches Aggregat von Zellen von bestimmter morphologischer (und meist auch physiologischer) Beschaffenheit. Desshalb muss ich die Hydroiden und die niederen Medusen für zweiblättrig halten (ohne Mesoderm), hingegen die Corallen und die höheren Medusen für dreiblättrig (mit Mesoderm).

Ganz ähnlich verhält es sich mit den Spongien. In meiner Monographie der Kalkschwämme hatte ich den Bau dieser Thierklasse — in Uebereinstimmung mit der älteren Auffassung von LIEBEKUEHN und OSKAR SCHMIDT — als zweiblättrig beschrieben. Bei den einfachsten Kalkschwämmen, den Asconen, ist das Entoderm ein einfaches Geissel-Epithel, das Exoderm eine dünne Schicht von verschmolzenen Zellen, welche Kalknadeln ausscheiden (Syncytium). Diese Auffassung bekämpfte später FRANZ EILHARD SCHULZE, gestützt auf seine sehr sorgfältigen Untersuchungen eines Sycon.¹⁾ Er wies nach, dass ich bei den Syconen eine sehr dünne Schicht von Platten-Epithel übersehen hatte, welche die äussere Oberfläche des Syncytium überkleidet. Dieses Epithel deutet er als Exoderm, das Syncytium als Mesoderm, und das Geissel-Epithel als Entoderm. Von der Existenz jenes äusseren Platten-Epithels bei den Syconen habe ich mich an SCHULZE's eigenen, gütigst zur Ansicht übersandten Präparaten überzeugt. Dagegen ist es mir nicht möglich gewesen, dasselbe bei den niederen Kalkschwämmen, den Asconen, wiederzufinden, trotzdem ich mir alle Mühe gegeben habe, mit Hülfe der von SCHULZE angegebenen Methoden es wahrzunehmen. Auch der neueste Untersucher der Kalkschwämme, KELLER²⁾ (der meine Angaben in allen wesentlichen Punkten bestätigt) hat dasselbe nicht wiederfinden können und hält die Körperwand für zweiblättrig. SCHULZE's Deutung kann ich namentlich deshalb nicht theilen, weil jenes Platten-

auftritt, und „eine besondere Function als Stützsubstanz“ versieht. Aber weder diese physiologische Bedeutung noch jene Massenhaftigkeit können nach meiner Ansicht einer solchen structurlosen Ausscheidung den morphologischen Werth eines besonderen Gewebes verleihen.

¹⁾ FRANZ EILHARD SCHULZE, Ueber den Bau und die Entwicklung von *Sycandra raphanus*. Zeitschr. für wiss. Zool., XXV. Bd. Suppl., p. 247.

²⁾ C. KELLER, Untersuchungen über die Anatomie und Entwicklungsgeschichte einiger Spongien des Mittelmeeres. Ein Beitrag zur Lösung der Spongienfrage. Basel 1876.

Epithel gerade da am deutlichsten ist, wo man es am wenigsten erwarten dürfte, an der inneren Gastralfläche der Syconen. Diese ist bei dem jungen Sycon (im Olynthus-Stadium) mit dem Geissel-Epithel des Entoderms bedeckt. Erst später, wenn die Radial-Tuben durch strobiloide Knospung entstanden sind, verschwindet das Geissel-Epithel an der Gastralfläche und zieht sich in die Hohlräume der Radial-Tuben zurück. Man kann daher das später an der Gastralfläche zu findende Platten-Epithel entweder für das umgewandelte Entoderm oder für eine Oberflächen-Differenzirung des entblössten Exoderms halten. Jedenfalls würde SCHULZE's Deutung nur dann vollständig gesichert sein, wenn durch die Ontogenie gezeigt würde, dass jenes Platten-Epithel ursprünglich zuerst aus dem Exoderm der Gastrula entsteht und dass erst später zwischen ihm und dem Geissel-Epithel des Entoderms sich das Syncytium bildet. Dieser Beweis ist aber noch nicht geführt. So sicher jetzt durch die meisten neueren Beobachter die Existenz der Gastrula bei den Kalkschwämmen festgestellt ist, so sehr widersprechen sich ihre Annahmen darüber, wie dieselbe sich in den jungen Schwamm verwandelt. Hier fehlen sichere Beobachtungen.

Vergleiche ich Alles, was die neueren Beobachtungen über Bau und Entwicklung der Spongien zu Tage gefördert haben, so komme ich zu der Vermuthung, dass dieselben sich ähnlich wie die Acalephen verhalten. Hier wie dort bestehen die niedern Formen in entwickeltem Zustande bloss aus Entoderm und Exoderm, während bei den höheren Formen zwischen beiden sich ein „Mesoderm“ ausbildet. Jedenfalls steht aber so viel schon jetzt fest, dass der Vorschlag VAN BENEDEN's, die zweiblätterigen Gastraeaden (und Planuladen?) als *Mesozoa* den dreiblätterigen *Metazoa* gegenüber zu stellen, nicht naturgemäss ist. Man würde dann die niederen Hydromedusen — ohne Mesoderm — zu den Mesozoa, die höheren Hydromedusen — mit Mesoderm — zu den Metazoa stellen müssen. Daher kann ich das Unterreich der Mesozoen überhaupt nicht anerkennen und muss bei meiner früheren Eintheilung des Thierreichs in Protozoen und Metazoen verharren.

22. Gastrulation der Säugethiere.

Zu den wichtigsten und interessantesten Ergebnissen, welche die ontogenetischen Untersuchungen des letzten Jahres herbeigeführt

haben, gehört jedenfalls die Entdeckung der wahren *Gastrula* der Säugethiere. Wir verdanken dieselbe EDUARD VAN BENEDEN, der sich schon so viele und grosse Verdienste um die Förderung der Entwicklungslehre und um Aufhellung ihrer dunkelsten Punkte erworben hat. Zwar ist die ausführliche Abhandlung noch nicht erschienen, in welcher dieser ausgezeichnete Forscher seine Entdeckung eingehend beschreiben und durch Abbildungen erläutern wird, sondern bloss eine vorläufige Mittheilung der wichtigsten Resultate.¹⁾ Aber diese „Communication préliminaire“ ist so vortrefflich geschrieben und zeugt von so sorgfältigen und gründlichen Untersuchungen, dass man sich daraus ein vollkommen klares Bild von der Eifurchung und Gastrulabildung der Säugethiere entwerfen kann. Dieses Bild entspricht vollständig den Voraussetzungen der *Gastraea*-Theorie und füllt die grosse, hier bisher bestandene Lücke in derjenigen Weise aus, welche man vom Standpunkte der vergleichenden Ontogenie und bei der selbstverständlichen Annahme eines monophyletischen Stammbaums der Wirbelthiere *a priori* erwarten musste. Ich habe daher auch kein Bedenken getragen, in der kürzlich erschienenen III. Auflage meiner *Anthropogenie* die Darstellung VAN BENEDEN's vollständig zu adoptiren und durch schematische, nach seiner Beschreibung entworfene Abbildungen zu erläutern²⁾.

Bekanntlich sind die ersten Vorgänge bei der Keimung der Säugethiere bisher nur wenig Gegenstand ontogenetischer Untersuchungen gewesen. Die sorgfältigen und für ihre Zeit ausgezeichneten Beobachtungen, welche W. BISCHOFF über die Ontogenie des Kaninchens (1840), des Hundes (1842), des Meerschweinchens (1852) und des Rehes (1854) veröffentlichte, bildeten eigentlich bis heute die einzige zusammenhängende Grundlage unserer Kenntnisse von der Keimesgeschichte derjenigen Thierklasse, der wir selbst angehören. Zwar haben später REMAK, REICHERT, und COSTE, und in neuester Zeit KÖLLIKER, HENSEN, RAUBER, LIEBERKUEHN und einige andere Beobachter einzelne, und zum Theil werthvolle Beiträge zu diesem wichtigsten Theile der Naturgeschichte der

¹⁾ EDOUARD VAN BENEDEN, La maturation de l'oeuf, la fécondation et les premières phases du développement embryonnaire des Mammifères, d'après des recherches faites chez le lapin. Communication préliminaire. Extrait des Bulletins de l'Acad. royale Belgique, II. Ser., Tom. XL, No. 12. Bruxelles 1875.

²⁾ *Anthropogenie*, III. Aufl. 1877. Fig. 36—41, S. 170—174; ferner Taf. II, Fig. 12—17, S. 193.

Säugethiere geliefert; aber gerade die frühesten und wichtigsten Vorgänge des Keimungs-Processes sind dabei theils gar nicht berücksichtigt, theils falsch gedeutet worden. EDUARD VAN BENEDEN ist bis jetzt der einzige Beobachter, der uns eine gründliche und vollständige Untersuchungsreihe über die ersten Vorgänge der Säugethier-Keimung bis zur Bildung der Gastrula und der Gastrocystis gegeben hat; und die von ihm entdeckten That-sachen harmoniren so schön mit der Gastraea-Theorie, dass ich nicht umhin kann, sie in ihrer Bedeutung für letztere hier kurz zu beleuchten.

Als die wichtigste und interessanteste Thatsache, welche VAN BENEDEN'S Untersuchungen über die Keimung des Kaninchens zu Tage gefördert haben, erscheint uns folgende: Die Eifurchung der Säugethiere ist eine inaequale, und ihr Product eine Amphigastrula. Bisher hatte man irrtümlich angenommen, dass die Furchung des Säugethier-Eies eine „regelmässige totale“, d. h. eine primordiale sei, und dass ihre Morula aus lauter gleichartigen Zellen von gleicher Grösse und Beschaffenheit zusammengesetzt sei. Diese Annahme war aber grundfalsch. Schon mehrere Figuren auf BISCHOFF'S Tafeln (z. B. Fig. 7, Tafel I vom Meerschweinchen) zeigen eine ungleiche Grösse der Furchungszellen, und da seine Figuren im Ganzen sehr genau gezeichnet und naturgetreu sind, so hätte man schon daraus schliessen können, dass die Eifurchung der Säugethiere keine echte primordiale, sondern eine inaequale sei. Ich hatte daher dieselbe auch schon früher als „pseudototale“ bezeichnet und der „echten totalen“ oder primordialen Furchung des Amphioxus und vieler Wirbellosen gegenüber gestellt. Abgesehen von der verschiedenen Grösse der Furchungszellen berechtigte dazu auch das gänzlich verschiedene Verhalten der aus der Morula hervorgehenden „Keimblase“.

Nach VAN BENEDEN verhalten sich die Furchungszellen oder Segmentellen bei der Keimung des Kaninchens folgendermassen. Nachdem aus dem befruchteten kernlosen Ei (*Monerula*) sich die kernhaltige Stammzelle (*Cytula*) gebildet hat, zerfällt diese in die beiden ersten Furchungszellen. Schon diese beiden ersten Segmentellen haben verschiedene Beschaffenheit und Bedeutung. Die eine ist etwas grösser, heller und fester als die andere. Diese letztere aber, die kleinere, dunklere und weichere, wird durch Carmin, Osmiumsaeure u. s. w. viel intensiver gefärbt als die erstere. Es zeigen also schon die beiden

ersten Furchungszellen des Säugethieres jene charakteristische Differenz, welche wir allgemein zwischen den animalen und vegetativen Zellen der amphiblastischen Thiere antreffen. Das Protoplasma der animalen Exoderm-Zelle ist fester, klarer, durchsichtiger als das Protoplasma der vegetativen Entoderm-Zelle, welches reicher an Körnchen, trüber, weicher, undurchsichtiger ist und viel mehr Neigung zur Aufnahme von Farbstoffen besitzt. Wie sich aus der weiteren Entwicklung ergibt, ist die hellere, grössere und festere von den beiden ersten Furchungszellen des Säugethieres die Mutterzelle des Exoderms oder des animalen Keimblattes; die trübere, kleinere und weichere hingegen ist die Mutterzelle des Entoderms oder des vegetativen Keimblattes. Wir können daher schon jetzt die erstere als animale, die letztere als vegetative Zelle bezeichnen. Die Säugethiere bieten also ganz dasselbe Verhältniss dar, welches ich früher bei *Fabricia* beschrieben habe (Fig. 93) und welches auch viele andere amphiblastische Eier zeigen.

Die beiden ersten Segmentellen des Säugethieres, welche dergestalt die Mutterzellen der beiden primären Keimblätter sind, zerfallen nunmehr durch gleichzeitige Theilung in je zwei Tochterzellen. Diese vier Furchungszellen liegen gewöhnlich in zwei verschiedenen, auf einander senkrechten Ebenen (seltener in einer Ebene). Die zwei grösseren und helleren Zellen, die Tochterzellen der Exoderm-Mutterzelle, färben sich in Carmin viel weniger intensiv, als die beiden kleineren und dunkleren Zellen, die Töchter der Entoderm-Mutterzelle. Die Linie, welche die Mittelpunkte der beiden letzteren Furchungskugeln verbindet, steht gewöhnlich senkrecht auf der Linie, welche die beiden ersteren verbindet. Nunmehr zerfällt jede von diesen vier Zellen durch Theilung abermals in zwei gleiche Tochterzellen; wir bekommen acht Furchungszellen, die Urenkelinnen der Stammzelle. Vier grössere, festere und hellere Zellen liegen in einer Ebene: die Enkelinnen der Exoderm-Mutterzelle. Vier kleinere, weichere und dunklere Zellen liegen in einer zweiten, jener parallelen Ebene: die Enkelinnen der Entoderm-Mutterzelle. Wenn wir die Mittelpunkte von je zwei entgegengesetzten Furchungszellen einer Ebene durch gerade Linien verbinden, so schneiden sich diese letzteren unter rechten Winkeln. Aber die vier Verbindungslinien beider parallelen Ebenen zusammen schneiden sich unter Winkeln von 45 Grad.

Jetzt aber verändern die acht Furchungszellen ihre ursprüng-

liche Lage und ihre kugelige Gestalt. Eine von den vier Entoderm-Zellen tritt in die Mitte des Zellenhaufens und bildet zusammen mit den drei anderen eine Pyramide (oder ein Tetraeder). Die vier Exoderm-Zellen legen sich über die Spitze dieser Pyramide haubenförmig herüber. Das ist der Anfang eines Keimungsprocesses, den wir als abgekürzte und gefälschte Wiederholung der Einstülpung der Keimhautblase auffassen müssen und der zur Gastrula-Bildung führt. Von jetzt an folgt die weitere Furchung des Säugethier-Eies einem Rhythmus, der demjenigen des Frosch-Eies im Wesentlichen gleich ist. Während bei der ursprünglichen (oder primordialen) Eifurchung der Rhythmus in regelmässiger geometrischer Progression fortschreitet (2, 4, 8, 16, 32, 64, 128 u. s. w.), so ist die Zahlenfolge der abgeänderten Progression beim Säugethier-Ei dieselbe wie beim Amphibien-Ei: 2, 4, 8, 12, 16, 24, 32, 48, 64, 96, 160 u. s. w. Das rührt davon her, dass von jetzt an die lebhafteren Exoderm-Zellen sich rascher vermehren als die trägeren Entoderm-Zellen. Die letzteren bleiben immer etwas hinter den ersteren zurück und werden von ihnen umwachsen. Diese U m w a c h s u n g der inneren Darmblatt-Zellen ist aber im Grunde nichts Anderes, als die Einstülpung der vegetativen Halbkugel in die animale Hemisphäre der Keimhautblase; d. h. die Bildung einer G a s t r u l a.

Zunächst folgt also jetzt ein Stadium, in welchem der Säugethier-Keim aus zwölf Furchungs-Zellen besteht. Vier dunklere Entoderm-Zellen bilden eine dreiseitige Pyramide, die von einer Haube von zwölf helleren Exoderm-Zellen bedeckt ist. Das nächste Stadium, mit sechzehn Furchungs-Zellen, zeigt uns vier Entoderm-Zellen im Inneren, vier andere aussen und unten; während die acht Exoderm-Zellen in Gestalt einer halbkugeligen Haube die obere Hälfte des Keimes bedecken. Die letztere umwächst die innere Zellenmasse noch mehr, indem nun aus den acht Exoderm-Zellen sechzehn werden; von den acht Entoderm-Zellen liegen drei, vier oder fünf im Innern, fünf oder entsprechend vier oder drei an der Basis des kugeligen Keims. Auf dieses Stadium von vierundzwanzig Zellen folgt eins mit zweiunddreissig, indem auch die acht Entoderm-Zellen sich verdoppeln. Weiterhin folgen nun Keimformen mit achtundvierzig Furchungs-Zellen (zweiunddreissig Exoderm, sechzehn Entoderm); vierundsechzig Furchungs-Zellen (zweiunddreissig Hautblatt, zweiunddreissig Darmblatt); sechsundneunzig Furchungs-Zellen (vierundsechzig Exoderm, zweiunddreissig Entoderm) u. s. w. Wenn die Zahl der Furchungs-

Zellen beim Säugethier-Keim auf sechsundneunzig gestiegen ist (— beim Kaninchen ungefähr siebzig Stunden nach der Befruchtung —) tritt die charakteristische Form der *Hauben-Gastrula* (*Amphigastrula*) deutlich hervor. Der kugelige Keim besteht aus einer centralen Masse von zweiunddreissig weichen, rundlichen, dunkelkörnigen Entoderm-Zellen, welche durch genseitigen Druck vieleckig abgeplattet sind und sich mit Osmium-Säure dunkelbraun färben. Diese centrale dunkle Zellenmasse ist umgeben von einer helleren kugeligen Hülle, gebildet aus vierundsechzig würfelförmigen, kleineren und feinkörnigen Exoderm-Zellen, die in einer einzigen Schicht nebeneinander liegen und sich durch Osmiumsäure nur sehr schwach färben. Nur an einer einzigen Stelle ist diese Exoderm-Hülle unterbrochen, indem ein, zwei oder drei Entoderm-Zellen hier frei zu Tage treten. Diese letzteren bilden den Dotterpfropf und füllen den Urmund der Gastrula aus. Die centrale Urdarmhöhle ist von Entoderm-Zellen erfüllt. Die einaxige oder monaxonie Grundform der Säugethier-Gastrula ist dadurch deutlich ausgesprochen. (Vergl. die Figuren 36—41 in meiner Anthropogenie, III. Aufl., S. 170—174; sowie S. 113, Taf. II, Fig. 12—17.)

Erst nachdem diese *Amphigastrula* der Säugethiere ausgebildet ist, entsteht jene charakteristische und vielbesprochene „Keimblase“ der Säugethiere, welche zuerst REGNER DE GRAAF, später BAER beobachtet und welche BISCHOFF mit dem Namen *Vesicula blastodermica* belegt hat. Bekanntlich hielt man bis jetzt allgemein diese mit Flüssigkeit erfüllte Hohlkugel für gleichbedeutend mit der *Blastula* (oder *Blastosphaera*) des Amphioxus und vieler Wirbellosen, jener einfachen, mit Flüssigkeit erfüllten Hohlkugel, deren Wand eine einzige Zellschicht bildet, die Keimhaut (*Blastoderma*). Aber schon der Umstand, dass sich diese Hohlkugel bei der weiteren Entwicklung hier ganz anders verhält, als dort, musste gewichtige Bedenken erregen, und noch mehr jener vielgedeutete, biconvexe, linsenförmige „Haufen von dunkleren Furchungszellen“, welcher an einer Stelle der Innenwand der Säugethier-Keimblase anliegt. VAN BENEDEN'S Entdeckungen haben auch in diese dunkle Frage volles Licht gebracht und zur Evidenz bewiesen, dass die sogenannte Keimblase der Säugethiere (*Vesicula blastodermica*) und die wahre Keimblase des Amphioxus und vieler Wirbellosen (*Blastula* oder *Blastosphaera*) gänzlich verschiedene

Bildungen sind. Letztere geht der Gastrula-Bildung voraus; erstere folgt ihr nach. Letztere verwandelt sich in den ganzen Keim; erstere bildet nur zum kleineren Theil den eigentlichen Keim, zum grösseren Theil die „Nabelblase“ oder den rückgebildeten Dottersack des Säugethieres. Es ist daher durchaus nothwendig, jene beiden, bisher irrthümlich zusammengeworfenen Bildungen gänzlich zu trennen und mit verschiedenen Namen zu belegen. Ich habe in der Anthropogenie (III. Aufl., S. 235) die „*Vesicula blastodermica*“ der Säugethiere als Keimdarmblase (*Gastrocystis*), hingegen die echte Keimblase des Amphioxus und der Wirbellosen als Keimhautblase (*Blastula*) bezeichnet. Die Wand der letzteren bildet die Keimhaut (*Blastoderma*), welche noch nicht invaginirt und noch nicht in die beiden primären Keimblätter gesondert ist. Die Wand der ersteren hingegen bildet nicht das Blastoderma, sondern das Entoderma und der „linsenförmige Haufen von Furchungskugeln“, welcher an einer bestimmten Stelle der Innenwand des letzteren anliegt, ist das Entoderma. Die übliche, von Bischoff eingeführte Bezeichnung *Vesicula blastodermica* ist daher grundfalsch.

Die *Gastrocystis* oder die Keimdarmblase ist mithin ein ganz eigenthümlicher Keimzustand, welcher bloss bei den Säugethieren (vielleicht sogar bloss bei den Placentalien) vorkommt und allen anderen Thieren fehlt. Die Entstehung dieser Keimdarmblase aus der vorhergehenden *Amphigastrula* der Säugethiere ist nach VAN BENEDEN folgende: Der Urmund der *Amphigastrula* verschwindet, indem die Entodermzelle, welche den Dotterpfropf bildete, in das Innere des kugeligen Keims, zu den anderen Zellen des Darmblattes tritt. Der Säugethier-Keim bildet jetzt eine solide Kugel, bestehend aus einem centralen Haufen dunkler polyedrischer, grösserer Entoderm-Zellen, und einer peripherischen Hülle, welche aus einer einzigen Schicht von helleren, rundlichen kleineren Entoderm-Zellen zusammengesetzt ist. Nun sammelt sich an einer Stelle zwischen beiden Keimblättern klare helle Flüssigkeit an; und diese wächst bald so bedeutend, dass sich die Exoderm-Hülle zu einer grossen kugeligen Blase ausdehnt. Die Masse der dunkleren Entoderm-Zellen, welche eine Kugel von viel kleinerem Durchmesser bildete, bleibt an einer Stelle (nach VAN BENEDEN an der Stelle des Dotterpfropfes) mit dem Exoderm im Zusammenhange. Sie flacht sich hier erst halbkugelig, darauf linsenförmig, endlich scheibenförmig ab, indem sich die Entoderm-Zellen verschieben und in Gestalt einer kreisrunden Scheibe in

einer Schicht ausbreiten. So entsteht an einer Stelle der Keimdarmblasen-Wand die bekannte kreisrunde „Keimscheibe der Säugethiere“, welche man mit VAN BENEDEN als Keimdarmscheibe (*Gastrodiscus*) bezeichnen kann. Diese allein besteht aus den beiden primären Keimblättern — einer äusseren Schicht heller Exoderm-Zellen, einer inneren Schicht trüber Entoderm-Zellen, — während die ganze übrige Wand der Keimdarmblase bloss aus einer Schicht Exoderm-Zellen besteht. Erst später wächst an deren Innenwand auch das Entoderm vollständig herum und nun besteht die Wand der Gastrocyste aus den beiden primären Keimblättern, während im Bezirke des *Gastrodiscus* oder des „Fruchthofes“ sich zwischen beiden bereits das Mesoderm gebildet hat.

Bekanntlich bildet nun später der *Gastrodiscus* allein den Leib des Säugethier-Embryo, während der übrige Theil der Gastrocysten-Wand den vergänglichen Dottersack oder die Nabelblase darstellt. Letztere verhält sich homolog dem Dottersack der Vögel und Reptilien, und daraus geht klar hervor, was auch aus anderen Gründen der vergleichenden Ontogenie schon längst wahrscheinlich war, dass der kleine und unbedeutende Dottersack der Säugethiere stark rückgebildet ist, das Rudiment oder schwache Ueberbleibsel von einem viel grösseren und bedeutenderen Dottersack, welchen die Vorfahren der Säugethiere besaßen. Vielleicht ist dieser letztere bei den Monotremen noch heute vorhanden, vielleicht noch bei einem Theile der Marsupialien. Jedenfalls steht zu erwarten, dass die wichtige, leider fast noch ganz unbekannte Keimesgeschichte dieser beiden niederen Säugethier-Subclassen uns noch viele wichtige Aufschlüsse über die Ontogenie der Placentalien und ihre cenogenetische Entstehung aus älteren Keimungsformen geben wird.

Das cenogenetische Anpassungs-Verhältniss, welches die Rückbildung des rudimentären Dottersacks der Säugethiere veranlasst hat, liegt klar auf der Hand. Es ist die Anpassung an den lange dauernden Aufenthalt im Uterus der lebendig gebärenden Säugethiere, deren Vorfahren sicher eierlegend waren. Indem der Proviant-Vorrath des mächtigen Nahrungsdotters, welchen die oviparen Vorfahren dem gelegten Ei mit auf den Weg gaben, durch die Anpassung an den längeren Aufenthalt im Fruchthälter bei ihren viviparen Epigonen überflüssig wurde, und indem hier das mütterliche Blut in der Uterus-Wand sich zur wichtigsten Nahrungsquelle gestaltete, musste natürlich der

überflüssig gewordene Dottersack durch „embryonale Anpassung“ rückgebildet werden.

Es ist also klar, dass die ersten Keimungs-Processe der Säugethiere — und vor allen ihre Eifurchung und Gastrulation — keineswegs, wie man bisher irrthümlich glaubte, in einer sehr einfachen und ursprünglichen Form verlaufen, sondern im Gegentheil in einer sehr stark modificirten, zusammengezogenen und abgekürzten Form, wie das nach der Gastraea-Theorie von vornherein zu erwarten war. Die Keimung der Säugethiere ist sehr stark cenogenetisch verändert, stärker als bei allen anderen Wirbelthieren. Ihre amphiblastische Keimungsform ist wahrscheinlich durch Rückbildung des Nahrungsdotters aus der discoblastischen Keimungsform ihrer Vorfahren entstanden. Diese letztere aber muss wieder von der amphiblastischen Keimungsform älterer Ahnen (Amphibien), wie diese letztere von der noch viel älteren archiblastischen Keimungsform der Acranier-Ahnen (Amphioxus) abgeleitet werden. Die Amphigastrula der Säugethiere (und des Menschen) hat demnach folgende Vorfahren-Kette: Amphigastrula, Discogastrula, Amphigastrula, Archigastrula.

23. Urdarm und Urmund. Primitiv-Organ.

Die Lehre von den „Primitiv-Organen“ des Thierkörpers gehört zu den widerspruchreichsten Kapiteln der Ontogenie. Die meisten Autoren betrachten unbedenklich dasjenige Organ des Embryo als „Primitiv-Organ“, das ihnen zuerst im Laufe der Keimesgeschichte als deutlich erkennbares und selbständiges Organ entgegentritt. An die erste Vorbedingung der richtigen Erkenntniss, an die scharfe Unterscheidung der palingenetischen und cenogenetischen Verhältnisse, wird dabei meistens gar nicht gedacht. Daher werden die verschiedensten Organe, Nervensystem, Sinnesorgane, Drüsen u. s. w., als Primitiv-Organ aufgefasst, obwohl sie diese Bezeichnung durchaus nicht verdienen. Im Gegensatz hierzu erkennt die Gastraea-Theorie überall nur zwei wahre Primitiv-Organen des Metazoen-Organismus an: das Hautblatt (*Exoderma*) und das Darmblatt (*Entoderma*), welches letztere die Urdarmhöhle mit der Urmundöffnung umschliesst.

Urdarm (*Progaster* oder *Protogaster*) hatte ich 1872 in der Monographie der Kalkschwämme (Bd. I, S. 468) die ursprüngliche

Darmhöhle der Gastrula genannt, und deren einfache Mundöffnung: Urmund (*Prostoma* oder *Protostoma*). E. RAY-LANKESTER, welcher sich grosse Verdienste um die Förderung der Gastraea-Theorie erworben hat, und welcher unabhängig von mir, von anderen Beobachtungen ausgehend, zu ganz ähnlichen Folgerungen gekommen war, hat drei Jahre später (1875) den Urdarm der Gastrula als *Archenteron* und deren Urmund als *Blastoporus* bezeichnet.¹⁾ Die letztere Bezeichnung, welche von mehreren Autoren angenommen worden ist, hat vor der meinigen den Vorzug der Neutralität; sie präjudicirt Nichts über die ursprüngliche Bedeutung der Oeffnung, durch welche sich die Urdarmhöhle nach aussen öffnet. Meine Bezeichnung hingegen schliesst die Vorstellung ein, dass jene Oeffnung ursprünglich und zuerst wirklich als M u n d - ö f f n u n g der Gastraea und der nächstverwandten ältesten Metazoen fungirt habe; in derselben morphologischen Bedeutung des Begriffes, in welcher wir die einfache Darmöffnung der Hydroiden als ihren Mund bezeichnen, obwohl dieselbe eine doppelte physiologische Function als Mund und After ausübt. Aber gerade aus diesem Grunde gebe ich auch heute noch meiner Bezeichnung den Vorzug vor der neutralen von RAY-LANKESTER. Denn ich bin auch heute noch der Ansicht, dass der Urdarm mit seinem Urmund wirklich das älteste Primitiv-Organ der ersten Metazoen darstellte, und dass die einfache, am Oralpole nach aussen mündende Höhle der heutigen Archigastrula mit jener hypothetischen Urdarmhöhle identisch ist und von der ältesten Gastraea durch zähe Vererbung Jahrtausende hindurch unverändert übertragen wurde. Der Urdarm (*Protogaster*) und der Urmund (*Protostoma*) der heutigen Archigastrula sind die palingenetische Wiederholung derselben Primitiv-Organe von der Stammform der Metazoen (*Gastraea*). Dabei kommt gar nicht in Betracht, welche verschiedene Bedeutung etwa diese Primitiv-Organe bei der weiteren Entwicklung der heutigen Metazoen erhalten.²⁾

¹⁾ E. RAY-LANKESTER, On the invaginate Planula or diploblastic phase of *Paludina vivapara*. Quarterly Journ. of microsc. science 1875, Vol. XV, p. 163.

²⁾ Aus dem gleichen Grunde nennen wir auch noch heute die embryonalen Schlundspalten und Schlundbogen der höheren Wirbelthiere Kiemenbogen und Kiemenspalten, obgleich sie ihre ursprüngliche physiologische Bedeutung, die sie bei den kiemenathmenden Vorfahren der ersteren besaßen, längst verloren haben.

Zunächst wird dieser Satz nur bei denjenigen Keimformen der Metazoen unmittelbar einleuchten, bei welchen der Urdarm des Keimes wirklich von Anfang an eine einfache, leere Höhle und durch einen Urmund nach aussen geöffnet ist; also bei allen Modificationen der palingenetischen *Archigastrula*, und zweitens bei jenen Formen der cenogenetischen *Amphigastrula* und *Perigastrula*, welche in dieser Beziehung der *Archigastrula* gleichen. Wenn wir aber bei dieser die Gastrulahöhle wirklich als „Urdarmhöhle“ und ihre Oeffnung als „Urmundöffnung“ mit Sicherheit deuten können, so dürfen wir nach dem entsprechenden Primitiv-Organ auch bei allen anderen Gastrula-Formen suchen, wo dasselbe zu fehlen scheint. Hier ist es gewöhnlich der Nahrungsdotter, welcher die Urdarmhöhle ganz erfüllt, die Urmundhöhle verstopft und so deren Existenz verdeckt. Es ist aber nach meiner Ansicht für die morphologische Bedeutung dieser Primitiv-Organe ganz gleichgültig, ob dieselben mit Nahrungsdotter erfüllt oder leer sind, gerade so wie Magen und Mund des entwickelten Thieres ihre morphologische Bedeutung behalten wenn sie leer oder wenn sie mit Speise gefüllt sind. Ganz besonders lehrreich sind in dieser Beziehung die amphiblastischen Eier; denn sie bilden eine lange Reihe von verschiedenen Gastrula-Formen mit theils leerem, theils dottererfülltem Darm. Am einen Ende dieser Reihe treffen wir *Amphigastrula*-Formen mit leerem Urdarm und offenem Urmund, welche sich unmittelbar an die palingenetische *Archigastrula* anschliessen; am anderen Ende sehen wir *Amphigastrula*-Formen, deren Urdarm und Urmund grösstentheils oder ganz mit Dotterzellen erfüllt sind und die sich unmittelbar an die cenogenetische *Discogastrula* anschliessen. Zwischen jenen und diesen aber finden sich alle möglichen Uebergänge vor.

Natürlich ist es nach unserer Auffassung auch ganz gleichgültig, ob die Dottermasse, welche Urdarm und Urmund vieler cenogenetischen Gastrula-Keime erfüllt, aus wirklichen Dotterzellen besteht, d. h. aus axialen Entodermzellen, welche nicht zur Bildung des bleibenden Entoderms verwendet werden (wie z. B. bei Cyclostomen und Amphibien, Fig. 53) oder aus einer structurlosen oder nicht zellig organisirten Masse von Nahrungsdotter (wie bei vielen Knochenfischen, Fig. 55—75, Reptilien, Vögeln u. s. w.). Auch zwischen diesen beiden Fällen erkennen wir keinen scharfen Unterschied an und sind der Ansicht, dass die letzteren aus ersteren phylogenetisch erst später entstanden

sind. Da ich in den Untersuchungen über „die Gastrula und die Eifurchung der Thiere“ hinreichend dargethan zu haben glaube, dass wir alle verschiedenen Formen der Segmentation und Gastrulation ursprünglich von der primordialen Eifurchung und Archigastrula-Bildung ableiten können, vermag ich in jenen vielbesprochenen Differenzen wirklich keine Schwierigkeit zu erblicken und halte demnach auch heute noch an dem 1872 von mir aufgestellten Satze fest: Urdarm und Urmund sind bei sämtlichen Metazoen homologe Primitiv-Organ. Dasselbe gilt natürlich auch von den beiden primären Keimblättern, welche die Wand des Urdarms bilden. Ganz ohne Einfluss auf diesen Satz sind, wie gesagt, die späteren Schicksale dieser Primitiv-Organ, welche sich bei den verschiedenen Metazoen sehr verschieden gestalten können.

Ueber diese späteren Schicksale des Urdarms und Urmundes bei den verschiedenen Metazoen gehen bekanntlich die Ansichten der verschiedenen Ontogenisten heutzutage noch so weit auseinander, dass es nutzlos sein würde, dieselben hier sämtlich aufzuführen und zu discutiren. Offenbar bedarf es hier noch viel ausgedehnterer, vor Allem aber viel genauerer und mit mehr kritischem Urtheil angestellter Beobachtungen. Denn nicht allein bei verschiedenen (oft bei nahe verwandten) Thieren, sondern sogar bei einem und demselben Thiere lauten die Angaben der verschiedenen „exacten“ Beobachter völlig entgegengesetzt. Wir beschränken uns daher auf folgende kurze Bemerkungen.

Der Urmund (*Protostoma*, *Blastoporus*, R u s c o n i'scher After, Invaginations-Oeffnung der Gastrula) scheint zu persistiren und sich in den bleibenden Mund zu verwandeln bei den meisten (nicht bei allen!) Zoophyten (Gastraeiden, Spongien, Hydro-medusen). Dagegen scheint er frühzeitig im Laufe der Entwicklung zu verschwinden bei den meisten (vielleicht allen?) Bilaterien, d. h. bei den Würmern und den vier höheren typischen Thierstämmen (Mollusken, Echinodermen, Arthropoden, Vertebraten). Sicher scheint es zu sein, dass der Urmund hier nirgends zum bleibenden secundären Munde, zum Nachmunde (*Metastoma*) sich gestaltet; dieser scheint stets durch Neubildung vom Exoderm aus zu entstehen. Dagegen ist es möglich, dass der Urmund der Bilaterien sich bisweilen zum bleibenden After gestaltet.¹⁾

¹⁾ Die Verwandlung des Urmundes in den bleibenden After wird z. B. in neuester Zeit mit grosser Bestimmtheit von RAY-LANKESTER bei *Paludina* behauptet. Quart. Journ. of microsc. Sc. 1876, Vol. XVI, p. 377.

Jedenfalls entsteht der letztere sehr oft an einer Stelle, welche der früheren Stelle des zugewachsenen Urmundes entspricht oder ihr wenigstens sehr nahe liegt. Für ganz unmöglich halte ich, was gegenwärtig viele Ontogenisten für wahrscheinlich und einige für sicher halten, dass bei verschiedenen Thieren einer natürlichen Klasse der Urmund bald zum bleibenden Munde, bald zum bleibenden After wird, bald verschwindet. So behauptet z. B. METSCHNIKOFF, dass der Urmund bei einigen Seesternen zum bleibenden Munde, bei anderen zum After werde. Damit hören alle Homologien zwischen zwei nächst verwandten Thieren auf.

Der Urdarm (*Protogaster*, *Archenteron*, Rusconi'sche Nahrungshöhle) scheint nur bei sehr wenigen Metazoen sich in den ganzen bleibenden Darmcanal, den Nachdarm (*Metagaster*) zu verwandeln. Das ist der Fall bei den Gastraeiden, Spongien, Hydromedusen, vielleicht auch bei den niedersten Würmern. Bei sämtlichen übrigen Bilaterien (sowie bei den Korallen, Ctenophoren¹⁾ und vielleicht auch noch bei anderen Zoo-phyten) bildet der Urdarm nur einen Theil, und zwar meistens den mittleren Theil des Nachdarms. Hingegen entsteht der vordere Theil (Schlunddarm) hier wohl immer durch Einstülpung von aussen, aus dem Exoderm, und ebenso entsteht wohl bei den meisten (oder allen?) mit After versehenen der After. Wie weit aber diese beiden secundären Einstülpungen gehen (— die natürlich gar nichts mit der Blastula-Einstülpung zu thun haben²⁾ —) ist bei den meisten Metazoen noch ganz unbekannt. Bei vielen dürften sie viel beträchtlicher sein, als man bisher annahm. Bei den Wirbelthieren³⁾ dürfte nicht allein die Schlundhöhle, sondern auch

¹⁾ Bei den Korallen und Ctenophoren ist der sogenannte „Magen“ Schlund (vom Exoderm ausgekleidet). Der wahre Magen (Urdarm) ist bei den Korallen die sogenannte „Leibeshöhle“, bei den Ctenophoren der „Trichter“.

²⁾ KÖLLIKER (Entwicklungsgeschichte, II. Aufl. 1876, p. 383) sagt: „Will man die Keimblase (der Säugethiere) mit den HAECKEL'schen Typen vergleichen, so kann man sie nur eine Blastula nennen; dagegen fehlt hier ebenso wie beim Hühnchen, eine invaginierte Blastula oder eine Gastrula ganz; und könnte man bei beiden Wirbelthierformen erst viel später in der Einstülpung, die bei der Mundbilduag statt hat, vielleicht eine schwache Andeutung der Gastrula finden.“ Die Antwort auf diese Auffassung enthält der vorige Abschnitt (S. 252—258).

³⁾ Bei den Wirbelthieren nimmt man gewöhnlich (seit REMAK) an, dass die secundäre Einstülpung des Munddarms nur bis zum Gaumenthor reicht und dass Schlund und Speiseröhre schon zum Urdarm gehören. Indessen sprechen viele neuere Beobachtungen dagegen.

noch die Speiseröhre (— bei den Wiederkäuern vielleicht sogar die drei ersten Magen-Abtheilungen —) zur Exoderm-Einstülpung gehören. Bei den Gliederthieren hat kürzlich PAUL MAYER gezeigt, dass wahrscheinlich meistens nur ein sehr kleiner Theil des Mitteldarms, nämlich der nicht von Chitin-Cuticula bedeckte „Chylus-Magen“ oder der „eigentliche Magen“ dem Urdarm entspricht.¹⁾ Alles Andere ist secundäre Einstülpung des Exoderms.

Jedenfalls dürfte es künftighin für die klare morphologische Unterscheidung dieser genetisch so verschiedenen Darm-Abtheilungen von Vorthail sein, dieselben durch bestimmtere Bezeichnungen zu markiren, als die bisher üblichen und in sehr verschiedenem Sinne gebrauchten Ausdrücke: Vorderdarm, Mitteldarm und Hinterdarm (oder Munddarm, Magendarm und Afterdarm). Wir acceptiren dafür die von RAY-LANKESTER vorgeschlagenen Ausdrücke: *Stomodaeum*, *Mesodaeum*, *Proctodaeum*. *Stomodaeum* ist der Schlunddarm, vom *Exoderm* ausgekleidet, *Mesodaeum* der eigentliche Magendarm oder „Chylusdarm“, hervorgegangen aus dem Urdarm, vom *Entoderm* gebildet; *Proctodaeum* der Afterdarm, ein Product des *Exoderms*.²⁾

Dass die beiden primären Keimblätter, die ursprünglich allein den ältesten Metazoen-Körper bildeten, wirklich Primitiv-Organe sind, wird noch vielfach bestritten. So preist es noch jetzt KÖLLIKER³⁾ als ein Verdienst GÖTTE's, „Etwas ausgesprochen zu haben, das zwar seit Langem sich vorbereitet, aber doch noch nicht vollkommen zum Durchbruche gekommen war: dass die Keimblätter weder für die Organe, noch für die Gewebe eine besondere einheitliche Bedeutung haben, mit anderen Worten, dass dieselben weder histologische noch morphologische Primitiv-Organe sind.“ Dieser Satz lässt sich nur für die höheren Thiere vertheidigen, und auch hier nur in einem gewissen Sinne. Für die niederen Thiere und für die ursprünglichen Bildungs-Verhältnisse des thierischen Organismus ist derselbe entschieden unrichtig. Bei unseren Gastraeiden (bei den Physemarien und Dicyemiden), bei den Hydroiden und Spongien, und in weiterer Fassung überhaupt bei den niederen (wenn nicht bei allen) Pflanzenthieren sind die beiden primären Keimblätter noch heute wahre Primitiv-Organe;

¹⁾ PAUL MAYER, Ueber Ontogenie und Phylogenie der Insecten. Jenaische Zeitschr. für Naturw. 1876, Bd. X, S. 141.

²⁾ RAY-LANKESTER, An account of Haeckel's recent additions to the Gastraea-Theory. Quarterly Journ. of micr. sc. 1876, Vol. XVI, p. 64.

³⁾ KÖLLIKER, Entwicklungsgeschichte, II. Aufl. 1877, p. 398.

und dasselbe gilt von der hypothetischen Gastraea, von welcher wir sämtliche Metazoen (monophyletisch oder auch polyphyletisch) ableiten müssen. Ueberall ist bei diesen niedersten Metazoen das Exoderm, das animale Primitiv-Organ, das Organ der Bewegung und Empfindung, der Deckung und Skelettbildung; ebenso ist hier überall das Entoderm (mit der von ihm umschlossenen Urdarmhöhle) das vegetative Primitiv-Organ, das Organ der Nahrungs-Aufnahme, Verdauung, Ausscheidung und wahrscheinlich auch Fortpflanzung. Sowohl jenes animale als dieses vegetative Primitiv-Organ bildet bei allen jenen niedersten Metazoen eine geschlossene morphologische und physiologische Einheit und ist sowohl organologisch als histologisch scharf charakterisirt.

Anders verhält es sich freilich bei den meisten höheren Thieren, wo im Laufe der historischen Entwicklung von Millionen Jahren die verwickeltsten Beziehungen zwischen den verschiedenen Producten der primären Keimblätter eingetreten sind. Nicht allein die Arbeitstheilung, sondern auch der Arbeitswechsel hat hier vielfach die Organe und Gewebe auf das Mannichfaltigste modificirt. Namentlich ist aber der Umstand hier von grösster Bedeutung, dass die Keimblätter vielfach stellvertretend oder vicariirend sich ersetzt und ihre Functionen sich wechselseitig übertragen haben. Alle diese verwickelten Verhältnisse sind aber erst später entstanden, sind secundärer, abgeleiteter Natur. In den primären, ursprünglichen Verhältnissen, wie sie uns die Gastraeiden und Hydroiden bis auf den heutigen Tag bewahrt haben, sind sowohl in physiologischer als in morphologischer Beziehung, sowohl in organologischer als histologischer Bedeutung die beiden primären Keimblätter die wahren Primitiv-Organe des Metazoen-Organismus.

24. Heuristische Bedeutung der Gastraea-Theorie.

Angesichts der verschiedenartigen Beurtheilung, welche die Gastraea-Theorie sowohl bei den Gegnern als bei den Anhängern der Entwicklungslehre gefunden hat, ist es mir hier am Schlusse dieser Studien wohl gestattet, noch einige Worte über die heuristische Bedeutung derselben hinzuzufügen. Unsere Theorie ist mehrfach als ein Complex von Theorien und Hypothesen beurtheilt worden, die sehr verschiedenen Werth und sehr ungleichen Anspruch auf

Geltung haben. Ich lasse mir diesen Ausspruch gern gefallen, zumal ich wohl einsehe, dass ich im Eifer für die Begründung einer monistischen Entwicklungslehre und in dem Bestreben, derselben durch die Gastraea-Theorie ein sicheres einheitliches Fundament zu geben, bisweilen zu weit gegangen bin. Ich lege selbst den mannichfaltigen Folgerungen, welche ich daraus für verschiedene Gebiete der thierischen Morphologie gezogen habe, einen sehr verschiedenen Werth bei, obgleich ich in der generellen Homologie der Gastrula und ihrer beiden primären Keimblätter bei sämtlichen Metazoen einen festen Kern der Theorie erblicke, der die meisten daraus entwickelten Folgerungen wohl zu verknüpfen und einheitlich zusammen zu halten im Stande ist.

Die wichtigste Folgerung, welche ich aus jener Homologie der Keimblätter für das natürliche System, oder — was dasselbe ist — für die phylogenetische Classification des Thierreichs abgeleitet habe, war die Annahme einer monophyletischen Descendenz aller Metazoen von einer gemeinsamen Stammform, der Gastraea. So wichtig und folgenreich aber auch diese monophyletische Hypothese erscheint, so möchte ich ihr doch zunächst mehr eine heuristische, als eine causale Bedeutung sichern. Denn der Gewinn einer einheitlichen Auffassung der wichtigsten ontogenetischen Prozesse scheint mir durch die Gastraea-Theorie auf alle Fälle gesichert zu sein, gleichviel ob man daraus die gemeinsame Abstammung sämtlicher Metazoen von einer einzigen Gastraea folgert oder nicht. Allerdings besteht für diese monophyletische Descendenz-Hypothese jetzt keine theoretische Schwierigkeit mehr. Denn unerschütterlich fest steht die fundamentale Thatsache, dass sich die niederen Thierformen sämtlicher Stämme, und Thiere der verschiedensten Classen, aus einer und derselben Keimform, aus der palingenetischen *Archigastrula* entwickeln — und ebenso fest steht die ebenso wichtige Thatsache, dass sich die cenogenetischen Keimformen aller anderen Thiere, — alle verschiedenen Formen der *Amphigastrula*, *Discogastrula* und *Perigastrula*, — auf jene ursprüngliche *Archigastrula* direct oder indirect zurückführen lassen. Wenn wir das biogenetische Grundgesetz anerkennen, dürfen wir daraus unmittelbar den Schluss ziehen, dass sämtliche Metazoen von einer gemeinsamen Stammform, einer der *Archigastrula* gleichgebildeten *Gastraea* ursprünglich abstammen. Aber auch wenn man jenes Grundgesetz der organischen Entwicklung nicht anerkennt und wenn man dem-

gemäss diesen monophyletischen Schluss nicht zulässt, auch dann wird man zugeben müssen, dass durch die Zurückführung aller der mannichfaltigen Keimformen der Metazoen auf die palingenetische Keimform der *Archigastrula* ein einheitliches „Bildungsgesetz“ für den Metazoen-Keim gefunden sei.

Im letzteren Falle wird man die Homologie aller Gastrula-Formen, und die damit verknüpfte generelle Homologie der beiden primären Keimblätter und des Urdarms, nur als Homomorphie (oder anatomische Homologie) auffassen, im ersteren Falle als Homophylie (oder genetische Homologie)¹⁾. Wenn die verschiedenen Gastrula-Formen wirklich nur homomorphe wären, und wenn also die verschiedenen Metazoen-Gruppen von vielen ursprünglich verschiedenen und nicht zusammenhängenden Gastraea-Vorfahren abstammten, so würde man annehmen müssen, dass die Existenz-Bedingungen der Urzeit so gleichförmig waren, dass sie überall durch gleichartige Anpassung die werdenden Metazoen-Ahnen in die gleiche Bildungsbahn der Gastraea drängten. Wenn man hingegen mit uns annimmt, dass sämtliche Gastrula-Formen homophyletisch sind, so erklärt sich ihre genetische Homologie (— oder Homophylie —) sehr einfach durch Vererbung von einer gemeinsamen Stammform. Beide Hypothesen lassen sich mit Gründen stützen; doch scheint mir die letztere einfacher und natürlicher als die erstere.

Gegen die Homophylie — oder die wahre genetische Homologie — sämtlicher Gastrula-Formen ist neuerdings wieder mehrfach der Einwurf erhoben worden, dass dieselben auf ganz verschiedene Weise entstünden, bald durch Delamination, bald durch Invagination, und im letzteren Falle bald durch Entobolie, bald durch Epibolie. Dass die letzteren beiden Formen nur verschiedene Modificationen eines und desselben Processes sind, habe

¹⁾ „Homophylie nenne ich die wirklich phylogenetisch begründete Homologie, im Gegensatze zur Homomorphie, welcher die genealogische Begründung fehlt“. Monographie der Kalkschwämme, Bd. I, S. 462. Diese beiden verschiedenen Modi der Homologie, welche ich mit den angeführten Worten 1872 unterschieden habe, fallen nicht zusammen mit denjenigen Modalitäten der Homologie, welche RAY-LANKESTER 1870 als Homogenie und Homoplasie, neuerdings aber H. IHERING als Homogenie und Homoeogenie unterschieden hat. Ich werde darauf bei einer andern Gelegenheit ausführlich zurückkommen. Vergl. Annals and Mag. of nat. hist. 1870, Vol. VI, p. 34, 113, 342; und IHERING, Phylogenie der Mollusken. 1877.

ich schon früher gezeigt. Wenn der Nahrungsdotter fehlt oder unbedeutend ist, so erscheint die Gastrulabildung in der ursprünglichen Form, als Einstülpung oder *Invagination* der *Blastula* (*Entobolie*); dieselbe tritt aber unter dem Bilde der „Umwachsung“ (*Epibolie* oder *Circumerescenz*) auf, wenn der Nahrungsdotter sehr gross wird. Was aber ferner die Entstehung der *Gastrula* durch *Delamination* oder Abspaltung (Flächenspaltung des *Blastoderms* in zwei Schichten) betrifft, so hat sich neuerdings immer klarer herausgestellt, dass dieser Vorgang äusserst selten — wenn überhaupt vorhanden ist.¹⁾ Und in diesen sehr wenigen Fällen dürfen wir annehmen, dass ein *cenogenetischer* Process vorliegt, der erst *secundär* aus dem *palingenetischen* Processe der *Invagination* entstanden ist. RAY-LANKESTER hat diesen Punkt zu verschiedenen Malen so gründlich und umsichtig erörtert, dass ich hier einfach auf seine ausführliche, mehrfach citirte Darstellung verweisen kann. Ich nehme daher mit RAY-LANKESTER an, dass die *Gastrula* ursprünglich überall durch *Invagination* der *Blastula* entstanden ist, und schliesse nach dem biogenetischen Grundgesetze, dass ebenso ursprünglich die Stammform der *Gastraea* aus der vorhergehenden Ahnen-Stufe der *Planaea* (oder *Blastaea*) entstanden ist.

Durch diese Auffassung gewinnt natürlich die monophyletische *Gastraea*-Hypothese wesentlich an Wahrscheinlichkeit, und wir können eigentlich keinen einzigen Grund mehr gegen die Annahme finden, dass wirklich alle Metazoen ursprünglich von einer *Gastraea* abstammen. Aber selbst wenn diese monophyletische Hypothese der Wahrheit nicht entspräche, so würde sie zunächst schon bloss als heuristisches Princip von hohem Werthe sein. Ich möchte bei dieser Gelegenheit ausdrücklich hervorheben, welchen unschätzbaren Werth für unsere morphologische Erkenntniss die phylogenetischen Hypothesen (ganz abgesehen von ihrer realen Sicherheit) als heuristische Principien besitzen. Bekanntlich hat man während der ersten Hälfte unseres Jahrhunderts überall in der vergleichenden Anatomie und Physiologie mit grösstem Vorthail und Erfolge als heuristisches Princip die Teleologie verwerthet, obwohl dieselbe bloss auf anthro-

¹⁾ Augenblicklich liegt eigentlich nur noch ein einziger Fall vor, in dem wirklich die *Gastrula* durch *Delamination*, nicht durch *Invagination* entstehen soll; das ist die *Geryonia* nach FOL; aber bei derselben Meduse behauptet KOWALEVSKY, die *Invagination* gesehen zu haben!

pomorpher Imagination beruhte und jetzt als wirkliches Erklärungs-Princip allgemein verlassen ist. Um wie viel mehr muss es gestattet sein, sich als heuristischer Principien der phylogenetischen Hypothesen zu bedienen, die in irgend einer Form jedenfalls richtig sind. Zunächst ist hier aber unter den verschiedenen möglichen und gleichberechtigten Hypothesen jedenfalls die einfachste die beste, und schon aus diesem Grunde ziehe ich die monophyletische Gastraea-Hypothese jeder polyphyletischen Annahme vor.

Welchen ausserordentlichen Werth als heuristisches Princip die monophyletische Descendenz-Hypothese besitzt, zeigt vielleicht kein Thierstamm klarer, als derjenige der Wirbelthiere. Wenn es irgend eine grössere Thiergruppe gibt, deren monophyletische Abstammung wir schon heute mit voller Gewissheit behaupten können, so ist es sicher das Phylum der Vertebraten. Der reiche empirische Urkundenschatz, den uns hier vor allen die greifbaren Thatsachen der Palaeontologie, demnächst die zusammenhängenden Argumente der vergleichenden Anatomie und endlich die nicht minder werthvollen Erscheinungen der vergleichenden Ontogenie zu Gebote stellen, spricht so laut und deutlich, dass wir mit voller Sicherheit die gemeinsame Abstammung aller Wirbelthiere von einer einzigen gemeinsamen Stammform, einem „Urwirbelthier“, annehmen dürfen. Wie ich nach meiner subjectiven Auffassung mir diese monophyletische Descendenz der Vertebraten vorstelle, habe ich in der Anthropogenie (III. umgearbeitete Auflage 1877), gestützt vor allen auf GEGENBAUR's classische Untersuchungen, ausführlich darge-
gethan. Mögen nun die dort entwickelten Descendenz-Hypothesen zum grösseren Theil richtig sein oder nicht, so habe ich damit doch jedenfalls auf diesem schwierigen und dunkeln Gebiete einen ersten Versuch gemacht, der als heuristische Hypothese die nachfolgenden besseren Versuche eine Zeit lang leiten wird. Jedenfalls stimmen die competentesten und urtheilsfähigsten Fachgenossen heute darin überein, dass die gemeinsame Abstammung aller Wirbelthiere, vom Amphioxus bis zum Menschen hinauf, auf irgend einem Wege gesucht werden muss.¹⁾

¹⁾ Die monophyletische Descendenz aller Vertebraten ist so einleuchtend, dass (meines Wissens) noch kein einziger ernstlicher und nennenswerther Versuch gemacht worden ist, das Phylum der Wirbelthiere in mehrere verschiedene Phylen zu zerlegen und von gänzlich verschiedenen,

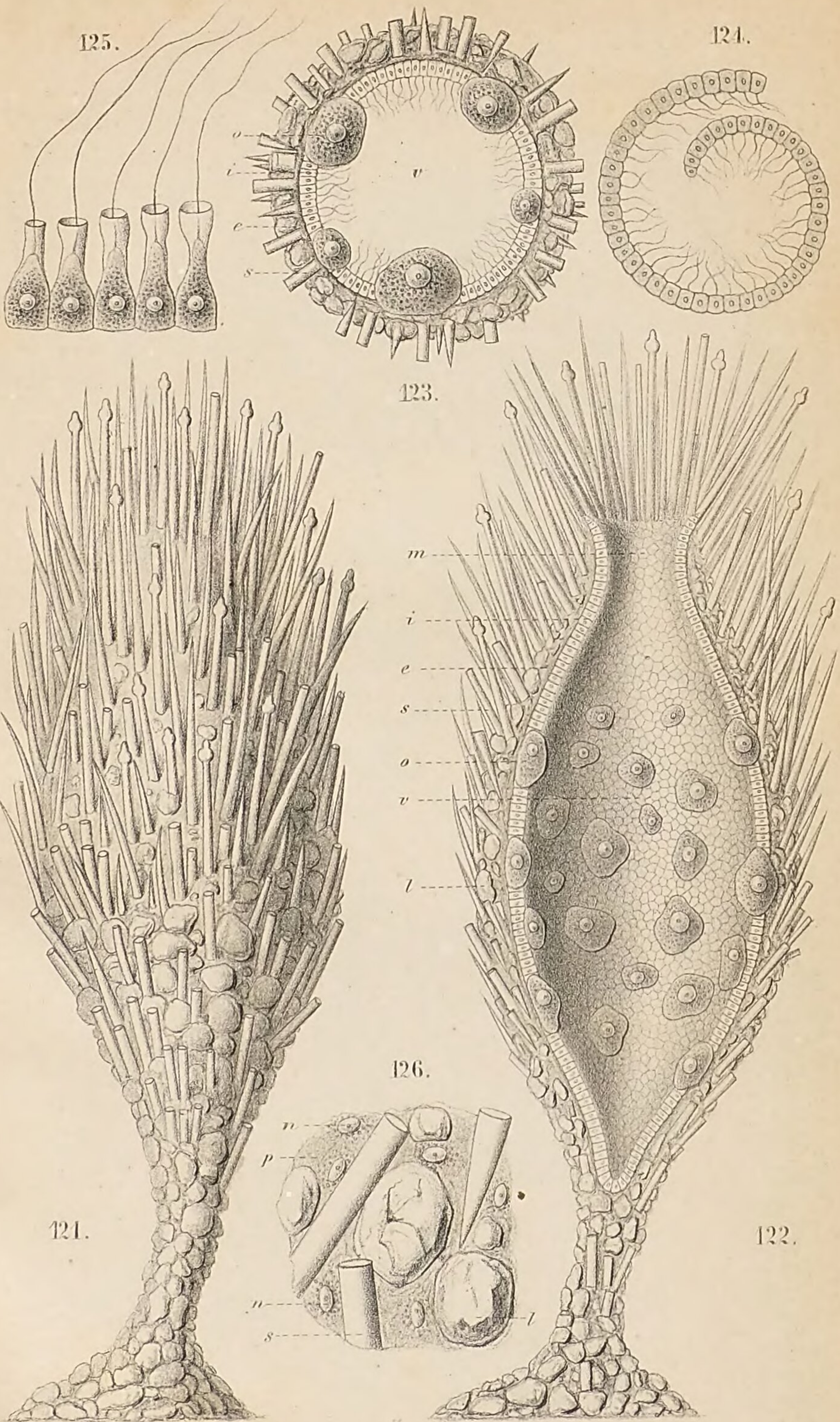
Wenn das nun der Fall ist, so ergibt sich für die vergleichende Ontogenie der Wirbelthiere sofort die bestimmte Aufgabe, alle verschiedenen Keimungs-Formen derselben auf eine und dieselbe ursprüngliche Keimungs-Form zurückzuführen. Nur eine Keimungsform kann die ursprüngliche, palingenetische sein; alle anderen müssen abgeleitete, cenogenetische sein. Und welche unter allen den zahlreichen und so weit divergirenden Keimungs-Formen der Vertebraten jene eine ursprüngliche Form ist, das liegt seit zehn Jahren, seit KOWALEVSKY's epochemachender Entdeckung, klar auf der Hand. Der archiblastische Amphioxus zeigt uns noch heute in der Bildung seiner palingenetischen Archigastrula (entstanden durch Invagination der Archiblastula) die ursprüngliche Art und Weise, in der sich die ältesten Wirbelthiere (gleich den niedersten wirbellosen Thieren) aus dem Ei entwickelt haben. Es ist also klar, dass wir alle übrigen heute existirenden Keimformen der Wirbelthiere in irgend einer Art auf jene Gastrula zurückzuführen und durch Invagination einer Blastula entstanden denken müssen. Damit ist aber für die vergleichende Keimesgeschichte der Wirbelthiere ein heuristisches Princip von grösster Tragweite gefunden.

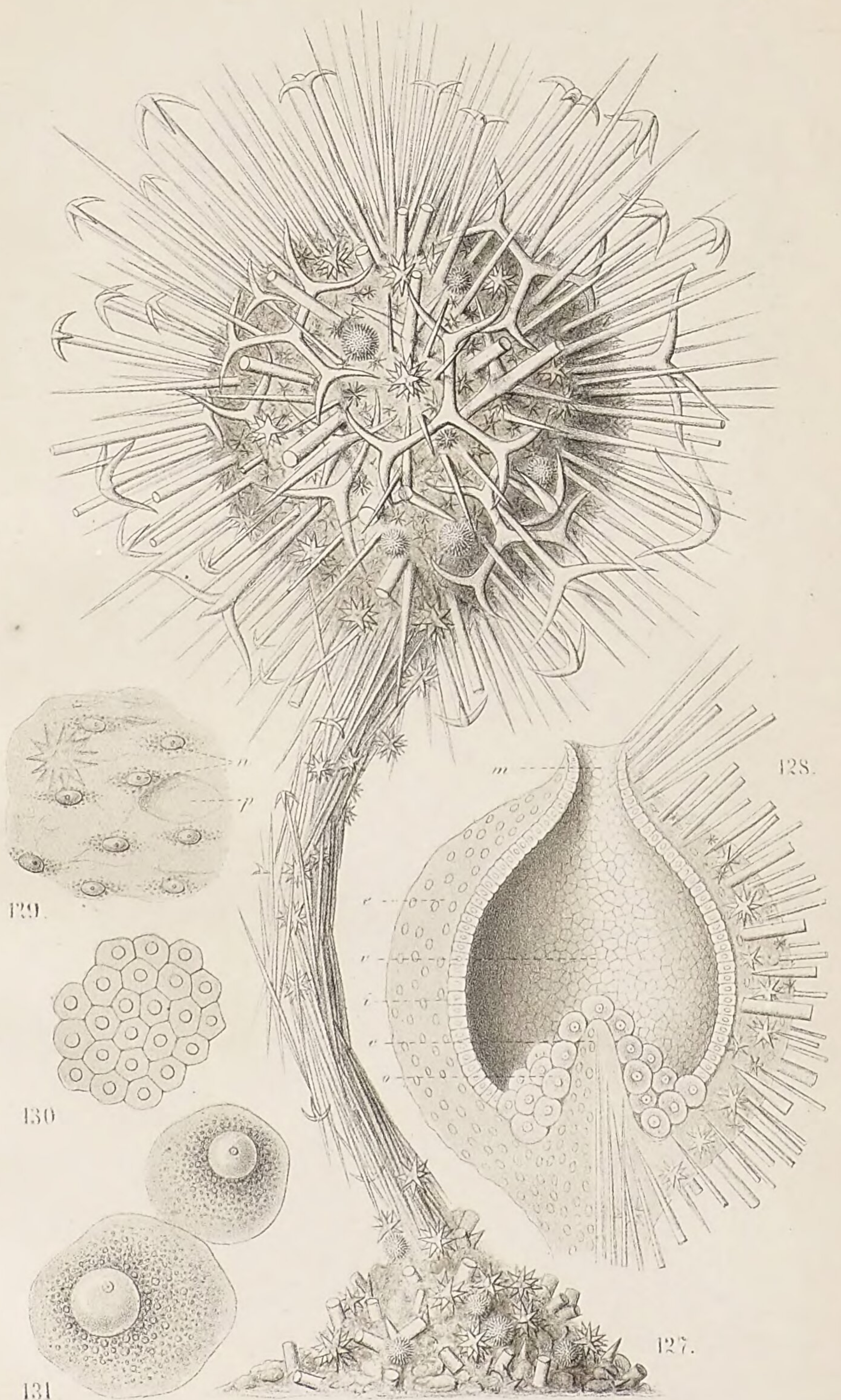
Wie viel Mühe und Arbeit, wie viel Streit und Verwirrung wäre der vergleichenden Ontogenie der Vertebraten erspart worden, wenn man jene einfache Reflexion sich angeeignet und auf Grund der Gastraea-Theorie nach einem einheitlichen Zusammenhang der verschiedenen Keimungsformen der Wirbelthiere gesucht hätte. Statt aber diesen Zusammenhang zu suchen, haben sich die meisten Embryologen nur um das eine Wirbelthier bekümmert, dessen Ontogenie sie gerade „exact“ untersuchten, und sowohl

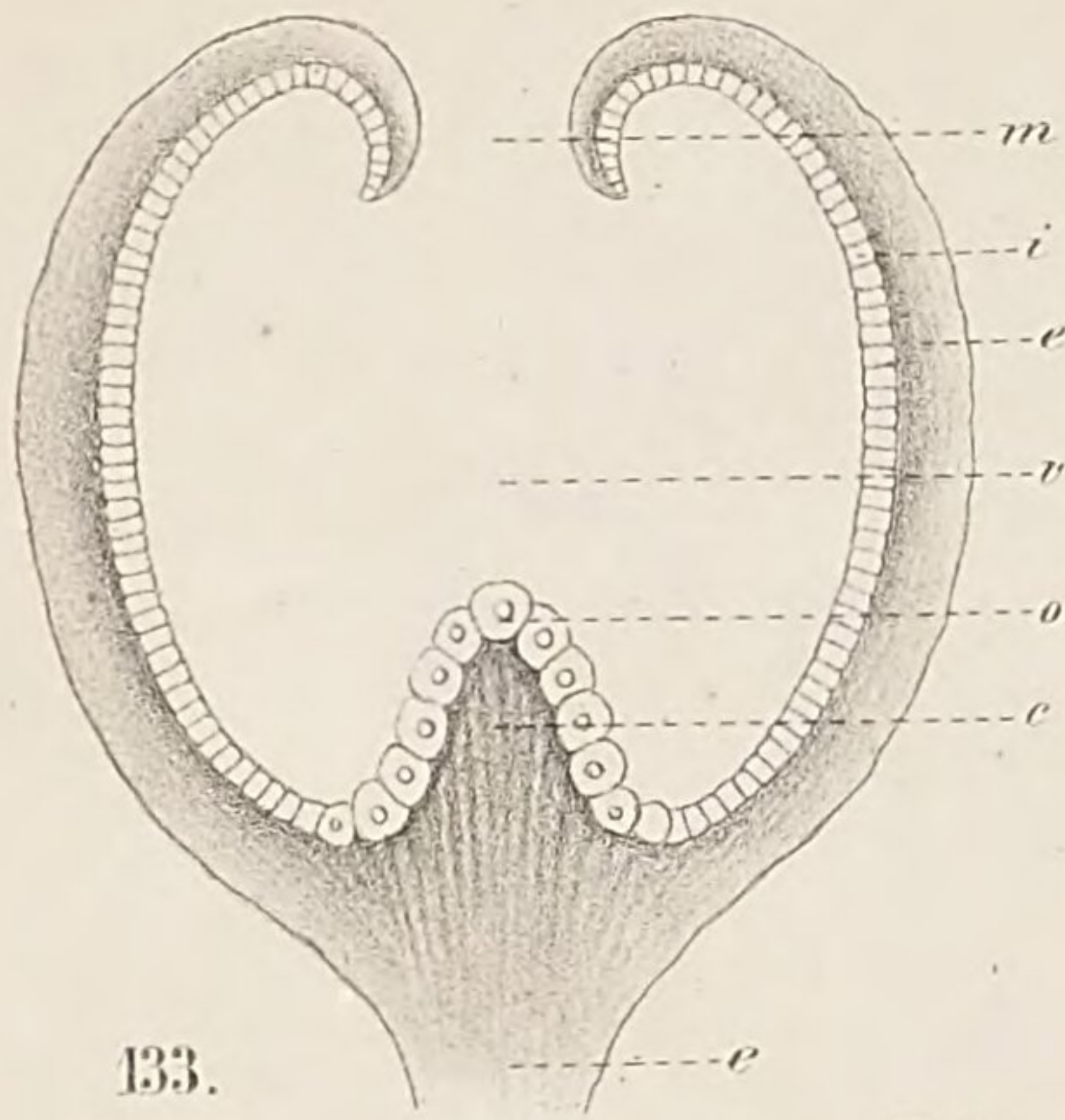
wirbellosen Stammformen abzuleiten. Nur CARL SEMPER blieb es vorbehalten, in neuester Zeit die merkwürdige Entdeckung zu machen, dass das wichtigste (und nächst dem Menschen interessanteste) aller Wirbelthiere, dass der Amphioxus kein Wirbelthier ist, sondern ein Descendent der „Proto-mollusken“, ein nächster Verwandter der Brachiopoden und Bryozoen! (SEMPER, Die Stammesverwandtschaft der Wirbelthiere und Wirbellosen, 1875, S. 59 ff.) Diese und ähnliche phylogenetische Speculationen von SEMPER sind so flacher und seichter Natur, dass sie nicht erwähnt zu werden verdienen, wenn sie nicht durch ihr anspruchsvolles und unfehlbares Auftreten eine gewisse Geltung erlangt hätten. Nur durch SEMPER's Mangel an gründlicher vergleichend-anatomischer Bildung und logischer Schulung lassen sich seine verkehrten Einfälle entschuldigen.

den Amphioxus, wie die übrigen Vertebraten ganz ausser Acht gelassen. Da ist es denn freilich kein Wunder, wenn nicht nur alle möglichen, sondern auch verschiedene unmögliche Hypothesen als „exacte Beobachtungen“ sich geltend machten, und schliesslich zu dem Resultate führten, dass nicht nur die verschiedenen Wirbelthiere, sondern auch verschiedene Exemplare einer und derselben Vertebraten-Species ganz verschiedene Keimungs-Formen besässen!

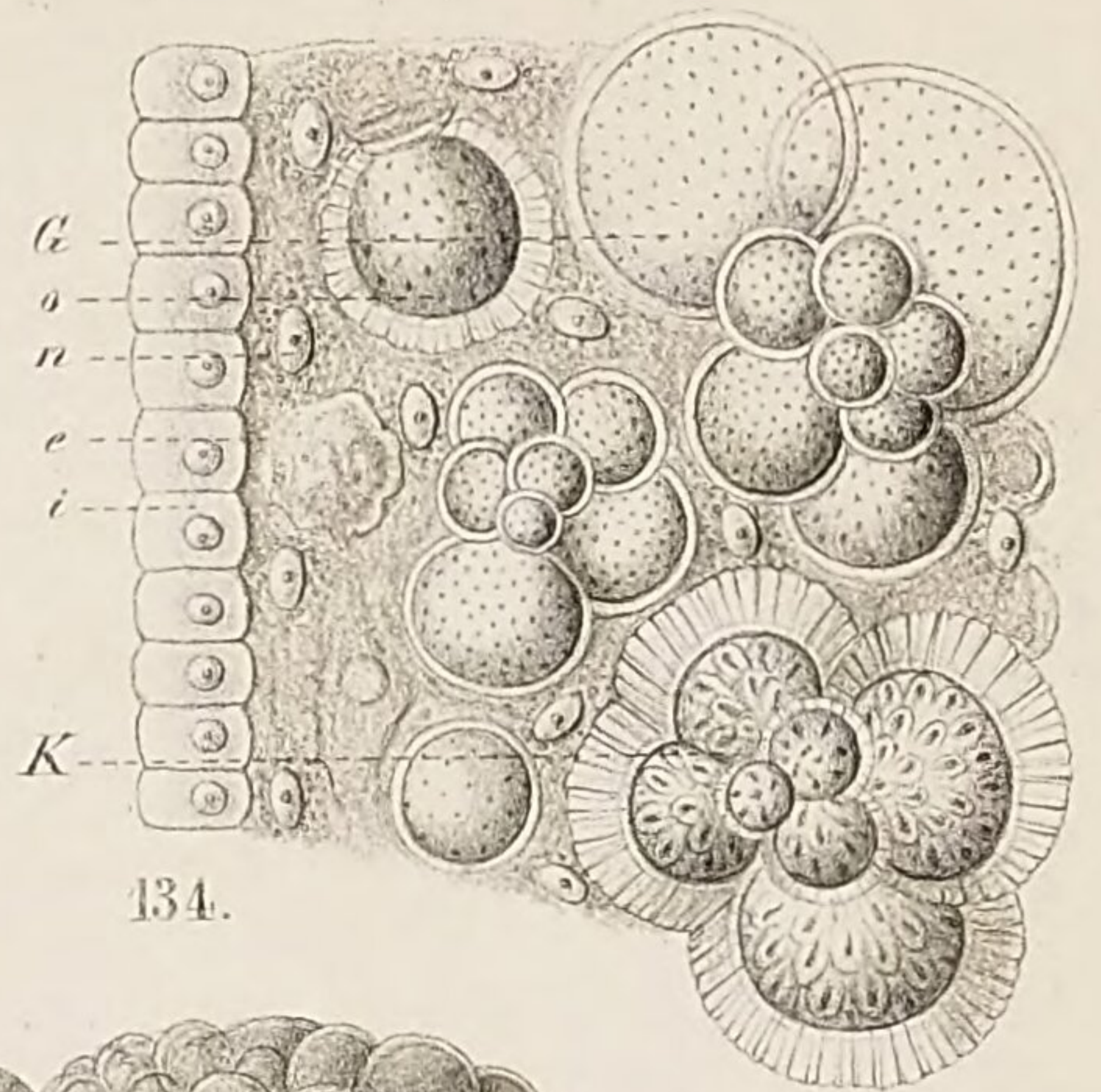
Dieses eine Beispiel mag genügen, um die heuristische Bedeutung der Gastraea-Theorie zu erläutern. Weit entfernt, mit derselben unsere phylogenetischen Forschungen in eine dogmatische Richtung drängen zu wollen, wünschte ich zunächst nur für den Angriff ihrer höchst schwierigen und verwickelten Aufgaben eine feste einheitliche Basis zu gewinnen. Wie weit es gelingen wird, bei weiterem Ausbau unserer Theorie ihre Folgerungen zu bestätigen und ihren heuristischen Werth in einen causalen zu verwandeln, das lässt sich heute natürlich weder in günstigem noch in ungünstigem Sinne vorhersagen. Wenn mir aber meine Gegner vorwerfen, dass die Gastraea-Theorie „zu philosophisch“ und „zu wenig empirisch“ sei, so darf ich mich gegen diesen Vorwurf wohl mit denselben Worten vertheidigen, mit denen vor 111 Jahren CASPAR FRIEDRICH WOLFF seine grundlegende Theorie der Epigenesis in Schutz nahm: „Wer eine Sache nicht aus der Erfahrung unmittelbar, sondern aus ihren Gründen und Ursachen erkennt, wer also durch diese, nicht durch die Erfahrung, gezwungen wird, zu sagen: „„Die Sache muss so und sie kann nicht anders sein, sie muss sich nothwendig so verhalten, sie muss diese Eigenschaften haben, und andere kann sie nicht haben““ — der sieht die Sache nicht nur historisch, sondern wirklich philosophisch ein, und er hat eine philosophische Kenntniss von ihr. Eine solche philosophische Erkenntniss von einem organischen Körper, die von der bloss historischen sehr verschieden ist, wird unsere Theorie der Generation sein!“



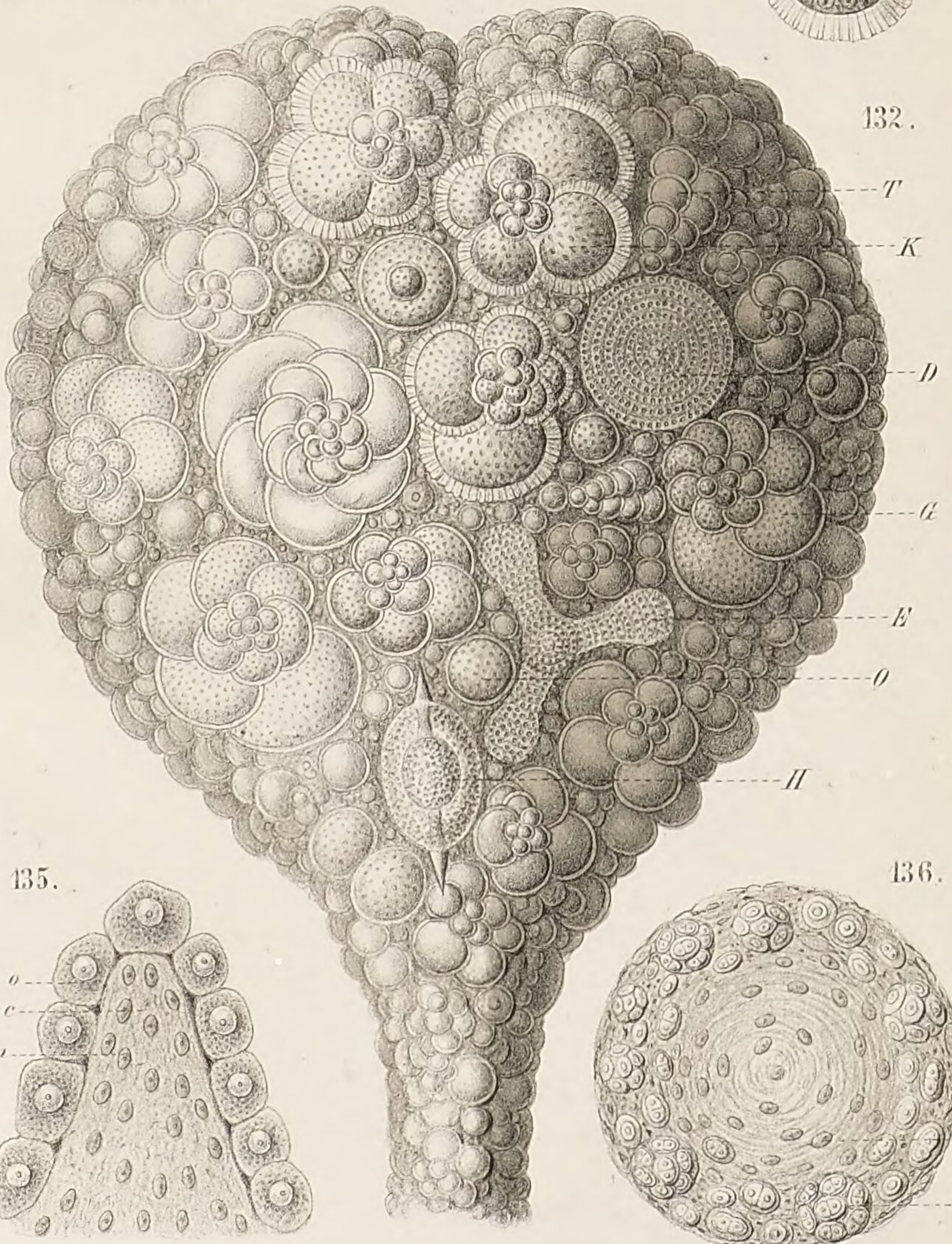




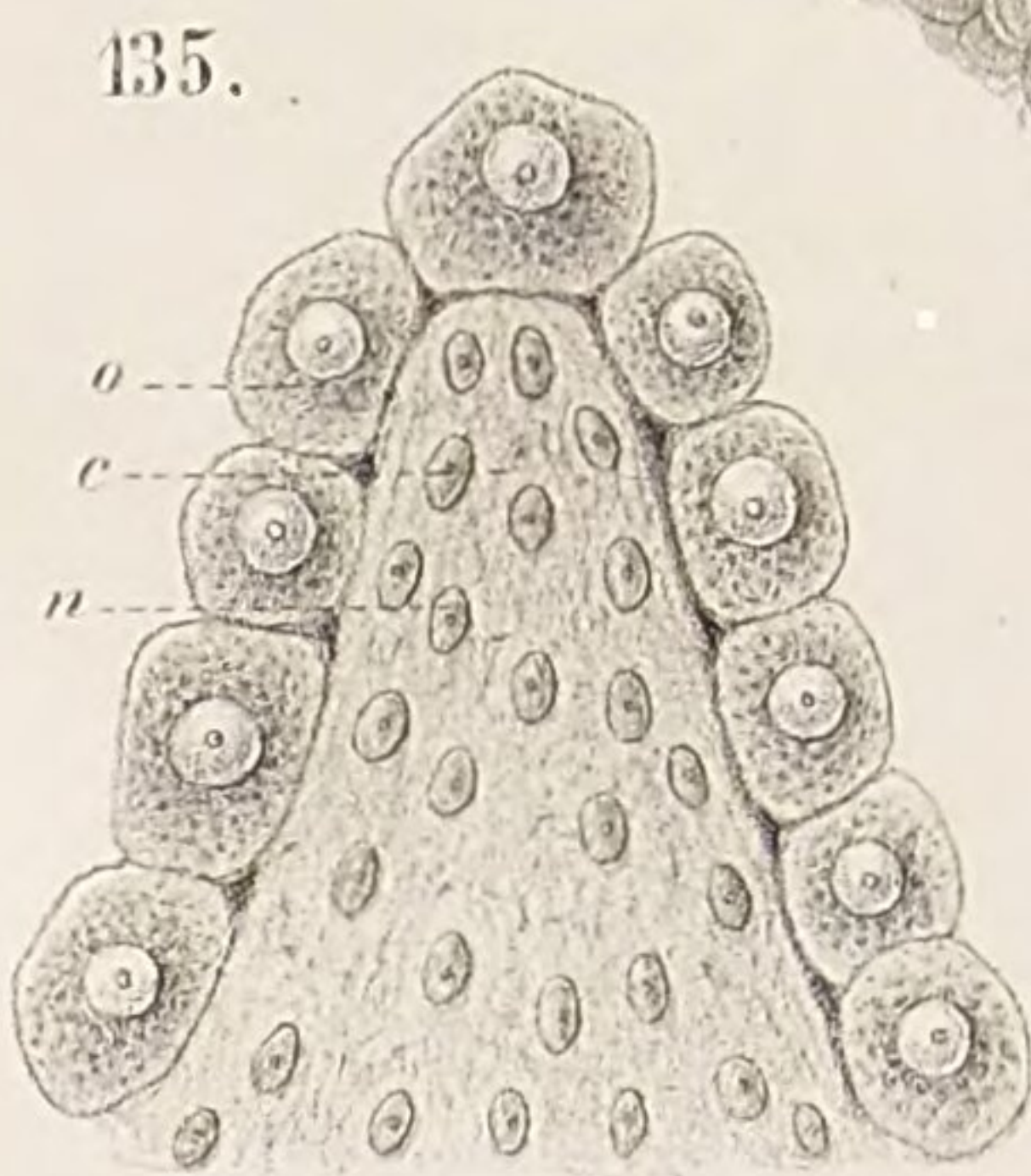
133.



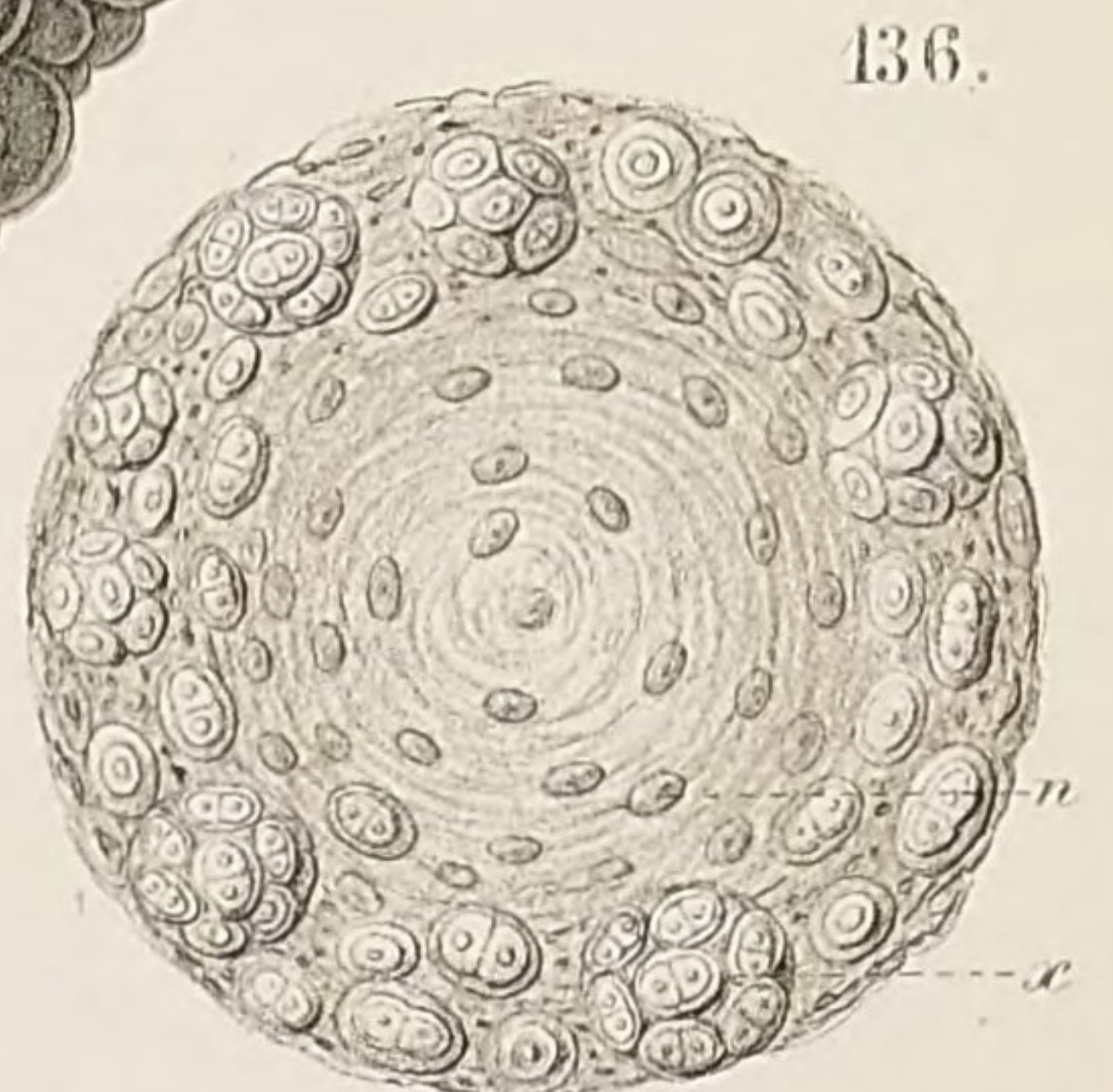
134.



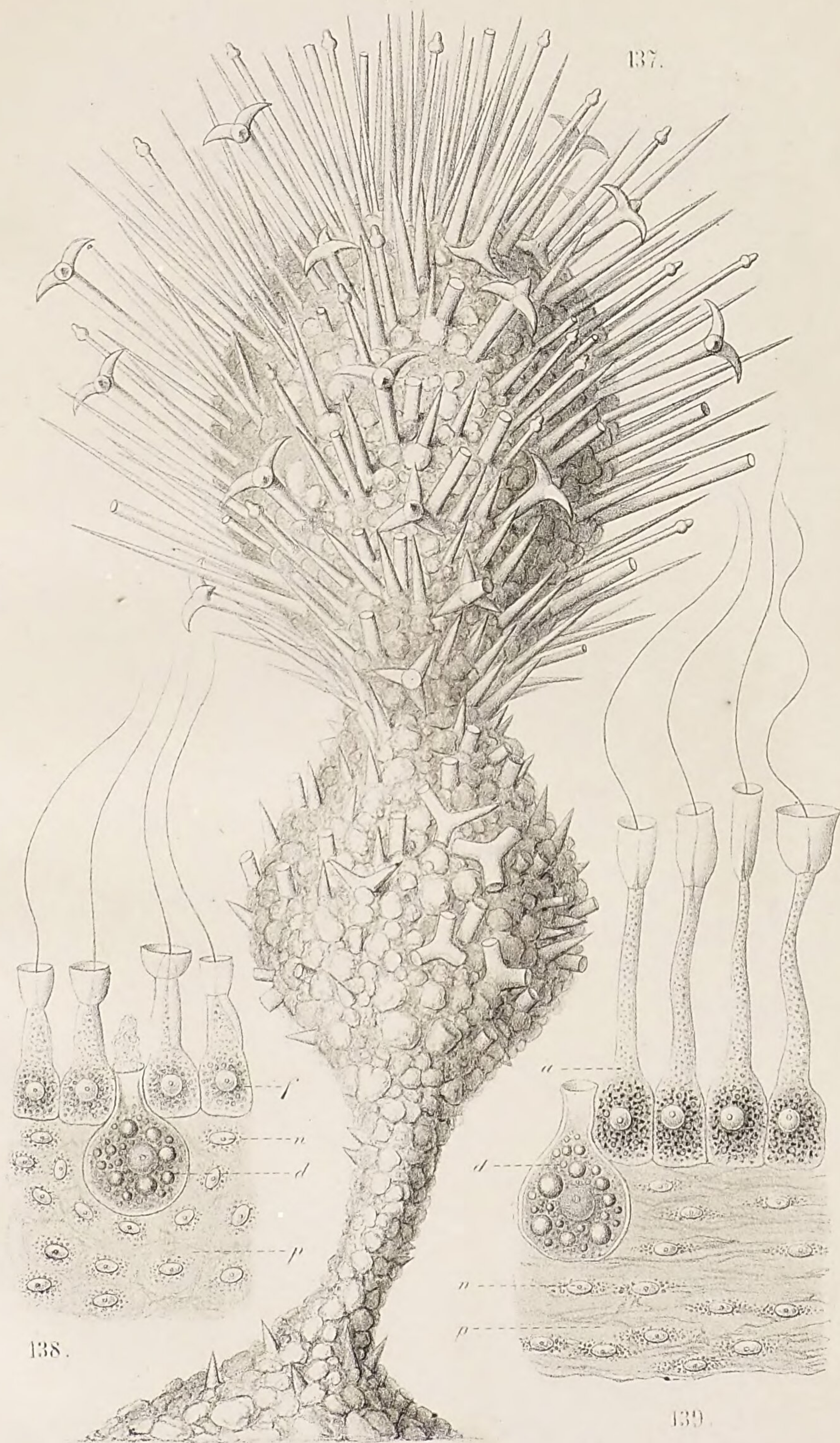
132.

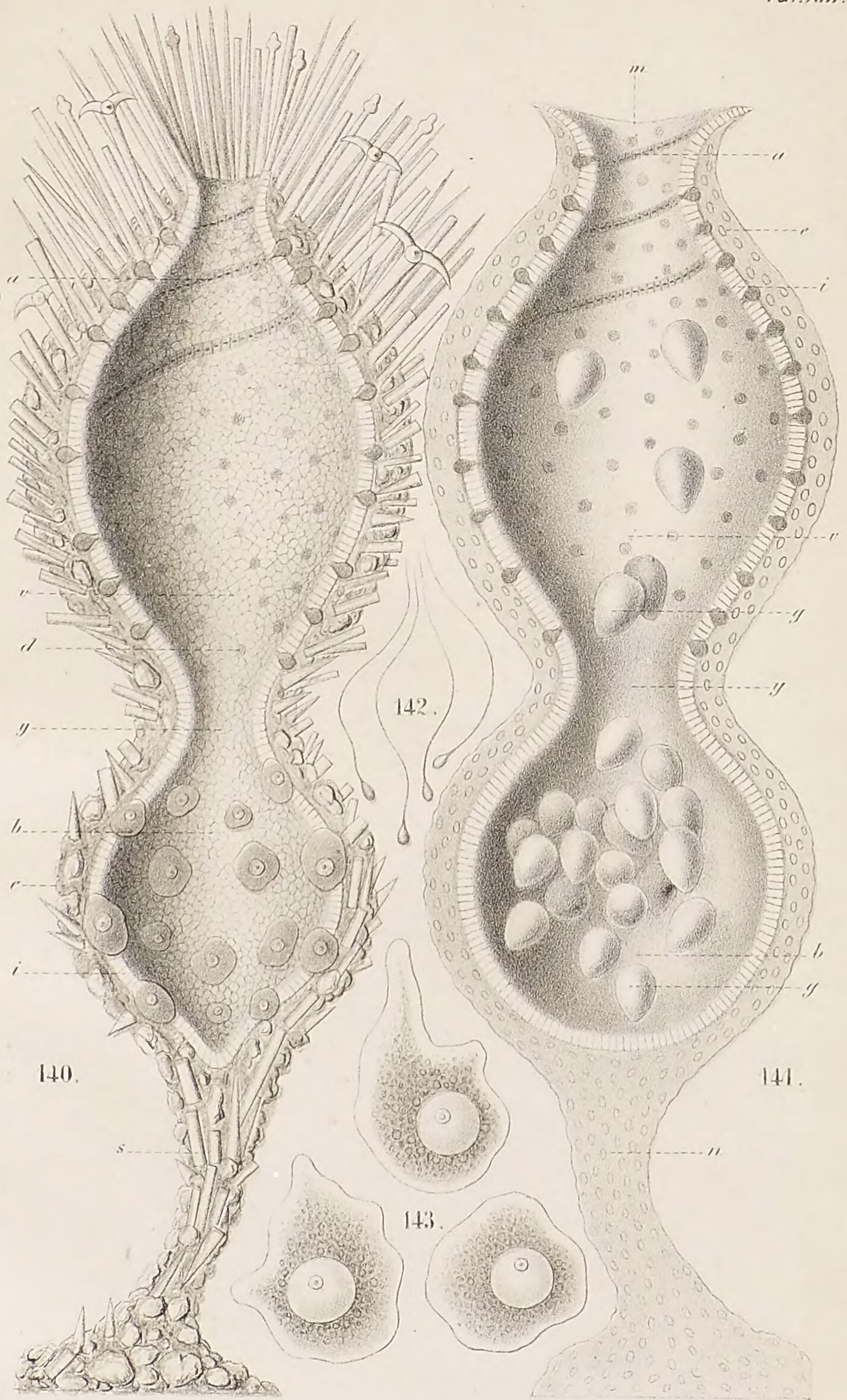


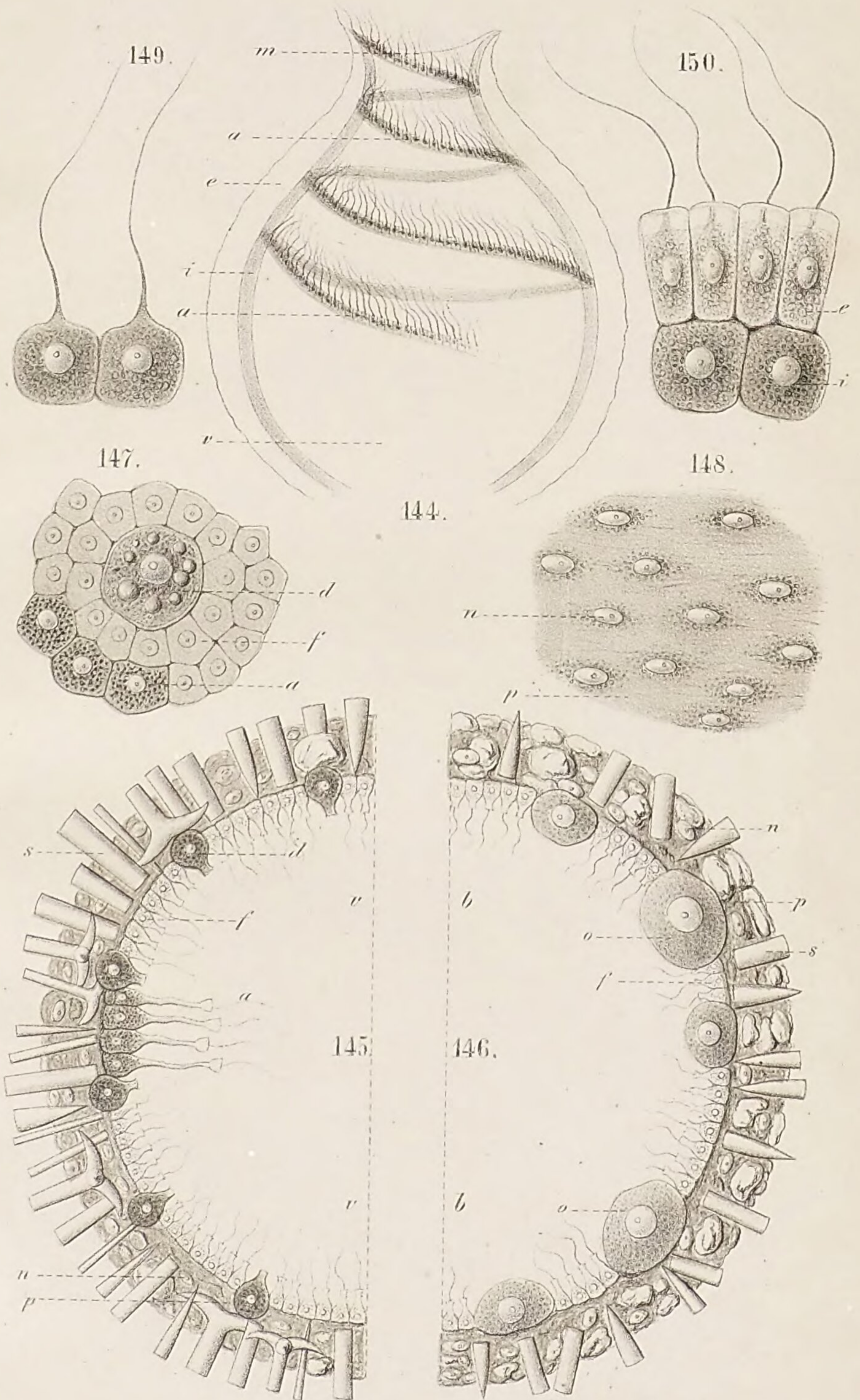
135.



136.







Neue medicinische
und
naturwissenschaftliche Werke
aus dem Verlage von
Hermann Dufft in Jena.

Dr. E. Abbe,

Neue Apparate zur Bestimmung des Brechungs- und Zerstreuungsvermögens fester und flüssiger Körper. 1874. 79. Mit 1 Tafel und 7 Figuren im Text. gr. 8°. broch. Preis 2 M. 80 Pf.

Herm. Cohn,

Vorarbeiten für eine Geographie der Augenkrankheiten. Nebst einem an alle Augenärzte gerichteten Fragebogen. 1874. 102. gr. 8°. broch. Preis 4 M.

Dr. W. O. Focke,

Ueber die Begriffe Species und Varietas im Pflanzenreiche. 1875. 65. gr. 8°. broch. Preis 1 M. 80 Pf.

Dr. Aug. Förster,

Lehrbuch der pathologischen Anatomie. Zehnte verbesserte und vermehrte Auflage. Nach dem Tode des Verfassers herausgegeben von Dr. Fr. Siebert. Mit 4 Tafeln. 1875. IV. 611. gr. 8°. broch. Preis 8 M.

Dr. Max Fürbringer,

Beitrag zur Kenntniss der Kehlkopfmusculatur. 1875. XII. 119. gr. 8°. broch. Preis 3 M.

Dr. Paul Fürbringer,

Zur Wirkung der Salicylsäure. 1875. VIII. 120. gr. 8°. broch. Preis 2 M. 40 Pf.

Dr. H. Gutzeit,

Ueber das Vorkommen des Aethylalkohols resp. seiner Aether im Pflanzenreiche. 1875. 39. gr. 8°. broch. Preis 80 Pf.

Ernst Haeckel,

Ziele und Wege der heutigen Entwicklungsgeschichte. 1875. gr. 8°. broch. Preis 2 M. 40 Pf.

Dr. Ernst Hallier,

Excursionsbuch, enthaltend praktische Anleitung zum Bestimmen der im Deutschen Reiche heimischen Phanerogamen durch Holzschnitte erläutert. Zweite Ausgabe. 1876. XVI. 288. 8°. broch. Preis 3 M.

Pilz-Regulativ. Gesundheitsregeln für Jedermann, insbesondere für die Verpflegung der Verwundeten, für Lazarethe etc. Nach eigenen Erfahrungen mitgetheilt. 1870. 48. gr. 8°. broch. Preis 80 Pf.

Die Weltanschauung des Naturforschers. 1875. XIII. 249. gr. 8°. broch. Preis 4 M.

Naturwissenschaft, Religion und Erziehung. 1875. VII. 272. gr. 8°. broch. Preis 4 M.

H. Haeser,

Lehrbuch der Geschichte der Medicin und der epidemischen Krankheiten. Dritte völlig umgearbeitete Auflage. Erster Band. **Geschichte der Medicin.** Erster Band. Geschichte der Medicin im Alterthum und Mittelalter. 1875. XXVIII. 875. Lex.-8°. broch. Preis 18 M.

P. Langer,

Die Grundlagen der Psychophysik. Eine kritische Untersuchung. 1876.
VI. 86. gr. 8°. broch. Preis 2 M. 40 Pf.

W. Müller,

Ueber das Urogenitalsystem des Amphioxus und der Cyclostomen. Mit
2 Tafeln. 1875. 38. gr. 8°. broch. Preis 2 M.

W. Preyer,

Die Blutkrystalle. Untersuchungen. Mit 3 farbigen Tafeln. 1871. VIII.
263. gr. 8°. broch. Preis 8 M.

Ueber die Erforschung des Lebens. 1873. VII. 69. 8°. broch. Preis
1 M. 80 Pf.

Das myophysische Gesetz. Ueber elektrische Muskelreizung. 1874. IX.
144. 12. gr. 8. broch. Preis 6 M.

Ueber die Aufgabe der Naturwissenschaft. Ein Vortrag. 1876. 45. gr. 8°. broch. Preis 1 M. 80. Pf.

C. Rabl,

Ueber die Entwicklungsgeschichte der Malermuschel. Eine Anwendung
der Keimblätter-Theorie auf die Lamellibranchiaten. Mit 3 lithogr. Tafeln
und 2 Holzschnitten. 1876. 86. gr. 8°. broch. Preis 3 M.

Handbuch der
zootomischen
VI. 402. gr. c

ei zoologischen und
teo Auflage. 1876.

Dr. B. S. Schultze,

Der Scheintod Neugeborener. Sendschreiben an Herrn Dr. Ludwig, Pro-
fessor der Physiologie in Leipzig. 1871. XII. 179. 8°. broch. Preis 5 M.

Dr. M. Seidel,

Die Atrophia musculorum lipomatosa (sogenannte Muskelhypertrophie).
Mit 2 lithograph. Tafeln. 1867. VI. 120. 8°. broch. Preis 3 M.

Ferd. Senft,

Lehrbuch der Mineralien- und Felsartenkunde. Mit 2 lithogr. Tafeln
der Crystalle. 1869. LII. 656. gr. 8°. broch. Preis 6 M.

Dr. Ed. Strasburger,

**Ueber die Bedeutung phylogenetischer Methoden für die Erforschung
lebender Wesen.** Rede gehalten beim Eintritt in die philos. Facultät
der Universität Jena am 2. August 1873. 1874. 30. Lex.-8°. broch.
Preis 1 M. 20 Pf.

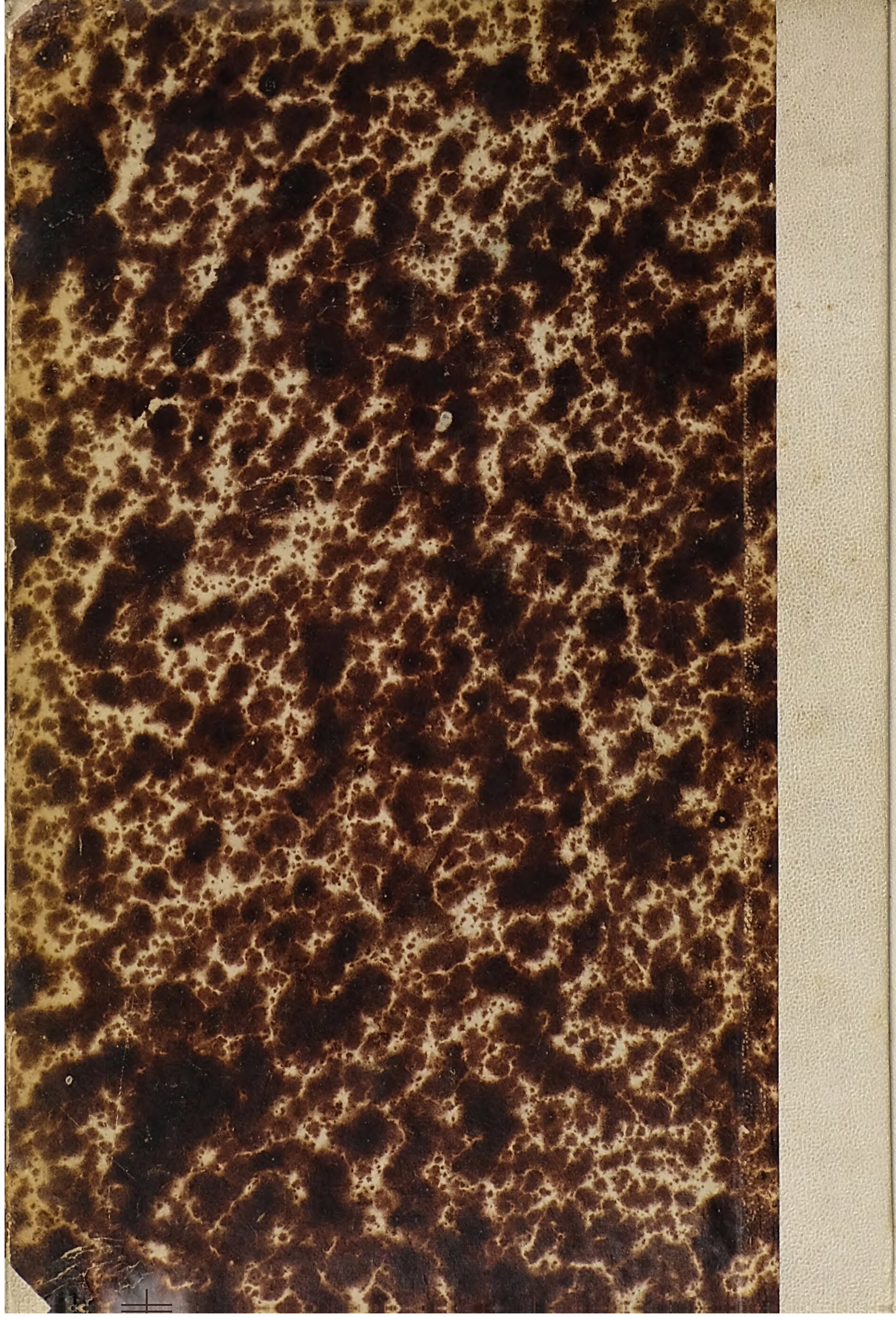
Studien über das Protoplasma. Mit 2 Tafeln. 1876. 86. gr. 8°. broch.
Preis 2 M. 40 Pf.

Jenaische Zeitschrift

für Naturwissenschaft, herausgegeben von der medicinisch-naturwissen-
schaftlichen Gesellschaft zu Jena. Achter, Neunter und Zehnter Band.
Neue Folge, Erster, Zweiter und Dritter Band. gr. 8°. broch. Preis à 24 M.

Zeitschrift für Parasitenkunde.

Herausgegeben von Ernst Hallier. Erster bis Vierter Band. Preis à 9 M.



Haeckel, Ernst, 1834-1919

Biologische Studien

Bd.: 2

Leipzig 1877

Zool. 228 pum-2

urn:nbn:de:bvb:12-bsb11361596-3